

# ANNALES

DU

# MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE

DE MARSEILLE

PUBLIÉES AUX FRAIS DE LA VILLE

SOUS LA DIRECTION

de M. le Prof[r] A.-F. MARION

## ZOOLOGIE

TRAVAUX DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE MARINE

TOME I

SECONDE PARTIE



MARSEILLE

TYPOGRAPHIE ET LITHOGRAPHIE J. CAYER

Rue Saint-Ferréol, 57.

1882-1883

# DOCUMENTS

POUR

# L'HISTOIRE EMBRYOGÉNIQUE

DES ALCYONAIRES

ANNALES

DU MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE DE MARSEILLE. — ZOOLOGIE

Tome I[er]

MÉMOIRE N° 4

# DOCUMENTS

POUR

# L'HISTOIRE EMBRYOGÉNIQUE

## DES ALCYONAIRES

PAR

MM. les Prof[rs] A. KOWALEVSKY et A.-F. MARION



MARSEILLE

TYPOGRAPHIE ET LITHOGRAPHIE CAYER ET C[ie]

Rue Saint-Ferréol, 57.

1883

# DOCUMENTS

POUR

# L'HISTOIRE EMBRYOGÉNIQUE

## DES ALCYONAIRES

## BIBLIOGRAPHIE.

LACAZE-DUTHIERS : *Histoire naturelle du Corail*, 1864.

KOWALEVSKY : *Nablioudenïa nat razvitiem Cœlenterata.* Moscou, 1873.

MARION : *Sur le développement des Clavularia. Communication à la section de Zoologie de l'Assoc. franç. pour l'avancement des Sciences.* Session de Montpellier, séance du 3 septembre 1879.

KOWALEVSKY : *Zur Entwickelungsgeschichte der Alcyoniden, Sympodium coralloïdes und Clavularia crassa.* Zoologischer Anzeiger, 22 septembre 1879.

OSC. HERTWIG et R. HERTWIG : *Die Cœlomtheorie.* Iéna, 1881.

KOWALEVSKY et MARION : *Sur le développement des Alcyonaires.* Comptes-rendus de l'Institut, septembre 1882.

G. VON KOCH : *Vorlaufige Mittheilungen über die Gorgonien von Neapel und über die Entwicklung der Gorgonia verrucosa.* Bulletin de la station de Naples, vol. III, 4e partie, septembre 1882.

# PREMIÈRE PARTIE.

L'embryogénie des Alcyonaires réclame, plus encore peut-être que celle des autres Cœlentérés, de nouvelles recherches. Elle n'est pas d'ailleurs sans présenter de réelles difficultés. M. de Lacaze-Duthiers donnait une idée exacte des obstacles dont cette étude est hérissée, lorsqu'il décrivait, à propos de l'histoire naturelle du Corail, des larves déjà bien agiles dont les premiers stades évolutifs lui avaient échappé. L'un de nous, dans ses observations sur le développement des Cœlentérés, a figuré divers états larvaires de l'Alcyonium et des Gorgones, états dont la signification sera mieux comprise aujourd'hui, à la suite des recherches que nous allons exposer ici. Ces recherches furent entreprises à Marseille en 1879, mais ne purent être continuées alors bien longtemps. Reprises en 1882 dans le même lieu, elles ont pu porter successivement sur trois espèces qui se sont assez bien prêtées à l'étude embryogénique durant les mois de mai, juin, juillet.

En réunissant les faits constatés chez chacune de ces trois espèces, nous avons le tableau complet des principaux phénomènes qui président à la formation d'un Zooïde d'Alcyonaire. La segmentation de l'œuf qui jusqu'ici n'avait pu être reconnue, a été suivie sans interruption jusqu'au moment de l'organisation des deux feuillets blastodermiques. On verra que nous avons pu ensuite pousser plus loin cette étude et que nos observations sont parfaitement concluantes en ce qui touche au mode de constitution de la couche dite mésodermique et des divers systèmes organiques.

Nous suivrons dans notre exposé l'ordre le plus favorable à la compréhension des phénomènes embryogéniques. Nous nous adresserons d'abord à une espèce de Clavulaire, puis au *Sympodium coralloïdes*, en dernier lieu à une seconde forme du premier genre.

## § I. — SUR LE DÉVELOPPEMENT DU *CLAVULARIA CRASSA.*

Les *Clavularia* de Quoy et Gaymard sont représentés par de petits cormus d'Alcyonaires composés de zooïdes assez longs portés sur des stolons plusieurs fois ramifiés. La colonne de ces zooïdes est rigide, soutenue par une couche dense de spicules calcaires et parcourue par huit sillons peu profonds. La partie supérieure des zooïdes correspondant aux tentacules et à la région œsophagienne est seule rétractile.

L'Alcyonaire décrit par Milne-Edwards et Haime sous le nom de *Cornularia crassa* (1) et figuré dans l'Atlas de la grande édition du Règne animal de Cuvier (Zoophytes, pl. LXV, fig. 3, 3 A, 3 B), s'éloigne du véritable *Cornularia cornucopiæ* et se trouve être un *Clavularia* que nous rencontrons assez fréquemment à Marseille dans diverses stations et notamment dans les anses de l'île de Ratoneau. Ses cormus sont fixés sur les rhizomes des *Posidonia Caulini* croissant à deux ou trois mètres de profondeur. Ce *Clavularia crassa* possède la curieuse propriété de pondre en fin juin des œufs à peine fécondés et non encore segmentés, tandis que tous les Alcyonaires dont la reproduction a été observée jusqu'ici, se sont montrés vivipares.

Le *Clavularia crassa* nous a donc fourni, on le comprend, des moyens exceptionnellement favorables pour observer les premiers phénomènes du développement, qui jusqu'à ce jour étaient restés cachés aux yeux des observateurs. Mais, avant de décrire ces phénomènes embryogéniques, nous devons exposer rapidement quelques remarques d'un ordre purement zoologique.

Nous venons de dire que l'identité de notre *Clavularia* des Posidonies avec le *Cornularia crassa* figuré par Milne-Edwards nous paraît certaine, bien que nous n'ayons encore dans la littérature scientifique que fort peu de renseignements sur les *Clavularia* des mers d'Europe. Dans un petit mémoire publié récemment (2), von Koch, après avoir fait une bonne étude d'une espèce du golfe de Siam, dit quelques mots d'un *Clavularia* du golfe de Naples qu'il désigne sous le nom de *Clavularia ochracea.* C'est la première fois que nous rencontrons cette appellation spécifique et il nous paraît fort plausible que l'espèce de Naples soit identique avec notre *Clavularia crassa* des Posidonies de Marseille. Toutefois nous devons laisser indécise cette question de synonymie, surtout depuis que nous avons

---

(1) *Histoire naturelle des Coralliaires* (suites à Buffon), vol. I.

(2) *Anatomie der Clavularia prolifera nebst einiger vergleichender Bemerkungen. Morphologisches Jahrbuch.* 1881, Band 7, Heft III.

découvert une autre Clavulaire que nous trouvons fixée, non plus sur les rhizomes des Zostères, mais sur les pierres du fond, de cinquante centimètres à un mètre sous l'eau, dans l'anse de Morgilet à Ratoneau. Au premier coup d'œil, ces *Clavularia*, à peine un peu plus pâles que les premiers, nous semblaient de même espèce; mais nous dûmes constater avec étonnement dès le milieu de juin qu'ils rejetaient des larves, alors que les cormus de *Clavularia* des Posidonies ne devaient pondre que des œufs, dans les derniers jours de juin.

Cette différence physiologique existant entre des cormus ovipares et des cormus vivipares, venant s'ajouter aux particularités de l'habitat, nous a portés à étudier comparativement avec plus d'attention les deux sortes de *Clavularia* du golfe de Marseille, et nous sommes arrivés à les considérer comme se rapportant à deux espèces différentes quoique très affines.

Nous conserverons le nom de *Clavularia crassa* (Milne-Edwards, sp. =? *Clavularia ochracea*, v. Koch) aux cormus vivant sur le *Posidonia Caulini*, et nous désignerons les autres sous le nom de *Clavularia petricola*, nov. sp. Notre planche numéro 1, dont les figures sont dues au pinceau habile de M. Ch. Penot, est consacrée en entier à l'étude zoologique de ces deux *Clavularia*.

La figure 1 représente, grandeur naturelle, un fragment de *Posidonia Caulini* sur lequel est fixée une colonie de *Clavularia crassa*. Les stolons s'anastomosent fréquemment et les zooïdes sont toujours assez longs. La figure 1 A montre trois de ces zooïdes grossis, pris sur une colonie femelle au moment où les œufs sont pondus. Ainsi que nous l'avons dit plus haut, cette ponte a lieu dans la dernière quinzaine de juin. Les colonies femelles sont reconnaissables à l'œil nu par la teinte plus foncée des zooïdes, apparence due en grande partie à la couleur rouge intense des œufs. La partie œsophagienne du zooïde se rétracte en s'invaginant dans le tube mésentérique, fortement encroûté de sclérites, et les œufs sont rejetés au milieu d'un amas glaireux qui les agglutine de manière à obstruer complètement la sortie du zooïde; peu à peu cependant l'amas se déprime, le zooïde peut le percer pour s'étaler au-dessus de lui. La figure 1 A donne l'aspect de ces deux états.

Le *Clavularia petricola* dont on voit, figure 2, une colonie choisie parmi les plus denses, montre des stolons plus simples et des zooïdes ordinairement plus pâles et moins hauts. Souvent les cormus du *Clavularia petricola* sont précaires et ne montrent que trois ou quatre tiges rampantes au-dessus desquelles s'élèvent à peine de petits zooïdes, prenant au moment de leur contraction une forme presque globuleuse. D'autres fois, cependant, des bouquets de zooïdes claviformes se groupent à peu près comme chez le *Clavularia crassa*. (Voyez fig. 2 et un groupe de zooïdes grossis, fig. 2 A.)

Il est facile de s'assurer que les zooïdes ordinairement plus trapus du *Clavularia*

*petricola* ont aussi une colonne plus rugueuse et plus robuste, ce qui s'accorde bien avec le mode d'existence de ces Alcyonaires plus exposés au choc de la vague que les Clavulaires des Posidonies. L'étude microscopique des téguments confirme cette remarque. Une description complète des sclérites qui encroûtent les téguments ectodermiques de ces êtres serait impossible. Nous ne pouvons même figurer toutes les formes de ces sclérites. Il n'y a pas de régularité absolue dans le façonnement des concrétions calcaires de l'organisme des Alcyonaires; cependant, suivant les types spécifiques, on reconnaît un faciès général qui subsiste malgré les variations d'ordre secondaire dans les contours. On peut également, suivant les espèces et les régions du Polype, distinguer des différences dans les dimensions des corpuscules.

Nous avons choisi quelques formes de sclérites parmi les plus ordinaires chez les deux espèces, et nos figures de la planche I les représentent comparativement sous le même grossissement.

Les figures 1 B se rapportent aux sclérites de la partie non rétractile de la colonne du *Clavularia crassa.* Les sclérites, figure 2 B, sont les mêmes corps chez le *Clavularia petricola*, manifestement plus épais.

Les figures 1 C et 2 C représentent les sclérites de la région tentaculaire chez les deux espèces. Ici, encore, le *Clavularia petricola* est mieux armé. L'inverse semble au contraire se montrer dans les stolons. Les figures 1 D dénotent que les stolons des colonies de *Clavularia crassa*, moins exactement appliqués que ceux du *Clavularia petricola*, attachés du reste à des corps souples et mobiles comme les frondes des Posidonies, contiennent des sclérites plus épais et de toutes manières plus robustes (comparez les figures 1 D et 2 D).

Les particularités que nous signalons ici sont peut-être d'importance minime au point de vue morphologique. L'un de nous a eu l'occasion d'en constater d'analogues chez deux formes d'*Alcyonium* (*Alcyonium palmatum* des fonds vaseux et *Alcyonium palmatum acaule* des fonds coralligènes) (1) sans les consacrer par un terme spécifique nouveau. Nous avons ici, à propos des Clavulaires, un élément de plus, un phénomène biologique important qui, ailleurs, dans d'autres groupes, aurait incontestablement une valeur assez considérable; nous voulons dire la viviparité régulière des Clavulaires pétricoles, opposée à l'oviparité constante des *Clavularia* des Posidonies. Cela seul suffirait pour admettre une espèce physiologique, en l'absence de toutes différences morphologiques.

Nous ne devons pas nous attarder plus longtemps sur ce sujet qui n'a dans notre étude qu'une importance secondaire. Nous avons voulu seulement définir

---

(1) Marion : *Deux jours de dragage dans le golfe d'Alger,* Revue des Sciences naturelles de Montpellier. T. VII, n° 2, p. 137-164. Pl. 6, 7, 8 et 9.

avec quelque exactitude les espèces sur lesquelles nos observations embryogéniques ont porté. La marche que nous avons adoptée nous conduit à nous occuper d'abord du *Clavularia crassa* ou Clavulaire des Posidonies sur laquelle nous pourrons reconnaître les premiers actes du développement. En effet, dans la dernière semaine de juin, ainsi que nous l'avons déjà dit, les colonies femelles de *Clavularia crassa* fixées dans les anses de Ratoneau, rejettent par l'ouverture buccale des masses muqueuses qui se prennent en gelée et englobent un nombre assez considérable d'ovules arrivés à maturité complète. La plupart de ces œufs gardent encore en un point de leur surface des restes de leur follicule (capsule cellulaire de l'œuf du corail : Lacaze-Duthiers).

Notre figure 1, planche II, représente l'un de ces œufs dégagé de l'amas glaireux. Cet œuf est vu sous un faible grossissement (100/1) et par transparence. La masse vitelline est contenue par une fine pellicule sur laquelle est appliquée une sorte de calotte formée par des amas cellulaires, derniers vestiges du follicule. Plus extérieurement, la substance glaireuse est stratifiée en couches concentriques irrégulières, contenant des débris de cellules, et rappelant les dépôts cuticulaires, c'est-à-dire les sécrétions épithéliales, des divers Cœlentérés.

Observés immédiatement après la ponte, les œufs n'offrent plus aucune trace de la vésicule germinative. Cet élément de l'ovule s'est déjà détruit, mais le noyau de l'œuf qui doit lui succéder ne se laisse révéler par aucun des réactifs ordinairement employés dans ce genre de recherches. C'est là une particularité physique et histochimique fort remarquable, contre laquelle nous nous sommes constamment heurtés plusieurs années consécutives, alors que nous observions des œufs récemment rejetés par les Clavulaires, dans le but spécial de colorer les noyaux qui doivent présider aux premiers phénomènes évolutifs. Nous allons voir en effet que cette difficulté de teindre les éléments nucléaires persiste durant les premières périodes de la segmentation.

L'œuf fécondé semble demeurer quelque temps sans se diviser. Aussitôt après la ponte, une coupe de l'ovule traitée par l'acide osmique, par la liqueur de Kleinenberg ou par l'acide chromique et colorée par le carmin boracique, ne montre aucun élément nucléaire, mais laisse reconnaître une zone périphérique protoplasmique finement granuleuse, zone d'ailleurs assez mince et entourant une masse centrale de vitellus nutritif chargée de globules graisseux. La figure 2, planche II, reproduit assez exactement une coupe de cette nature. Les premiers phénomènes du développement se sont révélés à nous sur des coupes d'un aspect complètement différent. Nous en reproduisons une, figure 3, sous un grossissement assez fort (170/1) et d'après un dessin fait exactement à la chambre claire. Il est tout aussi impossible de distinguer aucun noyau. Nous ne mettons évidemment pas un instant en doute leur existence, mais nous insistons sur ce fait

pour provoquer de nouvelles tentatives à l'aide d'agents peut-être mieux choisis, et aussi pour avoir l'occasion de dire que ces éléments nucléaires ont dû changer de constitution, lorsqu'un peu plus tard ils se laissent aisément colorer par les procédés ordinaires. Mais si les noyaux ne se manifestent point à ce stade inaugural, il n'en est pas moins certain que la masse vitelline est devenue le siège de mouvements énergiques. On n'a plus sous les yeux un simple amas graisseux concentrique à une zone granuleuse assez nettement délimitée comme sur la coupe (fig. 2) de l'œuf récemment pondu.

Des masses cunéiformes d'une teinte plus transparente s'enfoncent dans une substance finement ponctuée. Des fragments se détachent de ces sortes de coins et se réunissent vers le centre. Des lignes rayonnant de ce centre jusqu'à la périphérie se montrent assez clairement par place. Il semble bien que l'ovule est sous l'influence de diverses forces qui pétrissent sa substance. Ce n'est point là cependant encore une véritable segmentation, mais il est évident que ce phénomène ne va pas tarder à se déclarer. Nous avons pu assister à ses premières manifestations et les suivre pas à pas sur un œuf vivant. Le moment précis doit être mentionné, car il s'agit d'un acte embryogénique important, demeuré jusqu'ici ignoré des naturalistes, d'ailleurs essentiellement fugace. Nous donnerons aussi quelques dates pour diriger nos confrères dans leurs propres recherches.

Les colonies femelles de *Clavularia crassa*, dont nous nous occupons, ont toujours offert une parfaite régularité dans leurs fonctions reproductrices lorsque nous les observions dans les conditions naturelles de leur existence. Tous les cormus recueillis en mer, à Ratoneau par exemple, aux diverses époques de l'année, se montraient uniformément au même stade, circonstance qui rend encore l'étude embryogénique plus difficile, puisque l'on ne peut guère compter sur des individus tardifs pour compléter l'observation d'un stade que toutes les colonies franchissent dans le même temps.

Du 1$^{er}$ au 8 juin, les œufs sont encore contenus dans la cavité mésentérique et possèdent une vésicule germinative bien apparente. Du 10 au 20 juin, un peu plus tôt ou un peu plus tard, suivant l'état climatérique de l'année, ces œufs sont pondus dans les conditions que nous venons d'indiquer et leur segmentation s'effectue immédiatement après la ponte.

L'éclosion des larves a lieu du 1$^{er}$ au 7 juillet. Elle ne dure que peu d'instants. Quelques heures après les premières éclosions, les larves se voient partout, rampant sur les rhizomes des Posidonies qui portaient les colonies mères et l'on rechercherait vainement le lendemain un seul individu encore muni de l'amas glaireux dans lequel les œufs étaient renfermés. On comprend aussi combien il est difficile de suivre toutes les phases du phénomène. Nous nous attacherons à décrire ici les premiers temps.

Le 17 juin, à cinq heures du soir, un ovule fut pris dans l'amas glaireux rejeté par un zooïde faisant partie d'une colonie femelle mise dans l'aquarium depuis la veille. Cet œuf placé sous le microscope, dans un verre de montre assez creux pour contenir une quantité d'eau de mer convenable, manifesta brusquement une sorte de fendillement périphérique. Nous avons reproduit par la figure 4, planche II, l'aspect que nous avions sous les yeux. A l'un des pôles de l'œuf, deux bosselures se montraient et semblaient croître à vue d'œil. A mesure que leur saillie augmentait et que les sillons qui les limitaient s'accentuaient, leur contenu devenait hyalin, comme si un protoplasme évolutif se détachait de la masse de l'ovule pour se grouper à la périphérie. On ne voyait d'abord que deux bosselures; cinq minutes après le début du phénomène, deux autres saillies se détachaient une à chaque bord de la zone active. Cet état est représenté par la figure 5. — Les mouvements s'accélèrent encore, et un quart d'heure après les premières saillies, nous avons sous l'objectif le même œuf tel qu'il est dessiné (fig. 6). — On reconnaît que la segmentation a toujours son siège principal au point où elle s'est d'abord manifestée, mais qu'elle a rayonné en descendant sur toute la surface de l'œuf. C'est là déjà une indication parfaitement significative. Elle nous confirme dans l'idée que l'ovule de ces Alcyonaires est un ovule chargé de vitellus inerte, de substances nutritives ou deutoplasmatiques. Ce pôle de fendillement est presque une cicatricule.

Nous n'avons pu, malgré de nombreux essais effectués à deux années différentes, voir les noyaux qui président à ces divisions de l'ovule. Ces noyaux doivent être extraordinairement petits. Ils gardent ce caractère à des stades plus avancés, alors qu'ils deviennent visibles.

La difficulté même que nous rencontrons à les rendre apparents par les réactifs ordinairements usités, prouve bien que leur énergie mécanique doit être faible et les seules observations que nous venons d'exposer suffiraient pour nous faire admettre que les premiers noyaux, incapables d'amener une division totale et bien franche, ont dû émigrer vers la périphérie de l'œuf, se grouper même en un seul point, se subdiviser et déterminer enfin une brusque segmentation périphérique. Des processus analogues se montrent chez les Arthropodes, sous l'influence de causes semblables. Les embryogénistes ont compris la signification de ces phénomènes et nous ne croyons pas nécessaire d'insister sur l'idée qu'ils dépendent de particularités physiologiques dont tous les types organiques sont susceptibles.

Reprenons la description des stades segmentaires successifs. Un quart d'heure après les premiers fendillements, l'ovule présente à l'extérieur un aspect morulaire complet ; toute la surface est couverte de saillies indiquant des balles de segmentation séparées par des sillons assez profonds ; la figure 7 représente ce stade. Le nombre des cellules n'a pas été exactement déterminé, mais il en existe au moins

douze, et il nous est arrivé de voir des œufs chez lesquels la segmentation semblait à peine atteindre le moment où elle intéresse toute la masse du vitellus, et qui comptaient seize balles saillantes. De toutes manières, il est incontestable que l'œuf ne se divise pas d'abord en deux parties ; il faut reconnaître, en outre, que cette rapide segmentation, qui donne à l'ovule en moins d'une demi-heure l'aspect framboisé, ne pénètre pas encore jusqu'au centre. La figure 8 nous représente le même œuf (de la fig. 7) coupé après action des réactifs et de la paraffine, qui ont légèrement contracté sa masse; aussi, bien que le grossissement soit 170/1 au lieu de 100/1, les dimensions demeurent à peu près les mêmes. Cette coupe montre clairement que les sillons séparant les bosselures de segmentation n'intéressent encore que la région périphérique ; il est aisé de reconnaître en même temps que la zone externe de l'ovule est constituée par un vitellus dense, granuleux, se chargeant facilement de substances colorantes, tandis que la partie centrale se manifeste sous l'aspect de globules irréguliers, hyalins, formant une masse plus fluide et plus riche en éléments graisseux.

Les *Clavularia crassa* nous fournissent ainsi bien clairement les preuves de la segmentation ; nous suivrons les stades postérieurs d'une manière complète, sans aucune interruption, chez le *Sympodium coralloïdes ;* il nous suffira de dire ici que ces actes embryogéniques concordent parfaitement dans les deux types. La figure 9 donne, par exemple, un œuf de *Clavularia crassa* plus avancé, dont toute la masse est segmentée ; dans les figures 10 et 11, la division du vitellus complète a produit une assise de cellules périphériques et une masse de cellules centrales. Les feuillets blastodermiques vont s'organiser ; mais il nous sera plus aisé de décrire ces phénomènes chez le *Sympodium coralloïdes*, dont les œufs subissent toute leur évolution dans l'intérieur du corps de la mère, et à propos desquels, par conséquent, on ne pourra invoquer aucun phénomène anormal dû à la captivité.

## § II. — DÉVELOPPEMENT DU *SYMPODIUM CORALLOÏDES.*

Le *Sympodium coralloïdes* est plus hâtif dans sa reproduction que les Clavulaires ; déjà, du 18 au 20 mai, on trouve dans les zooïdes de cet Alcyonaire des œufs en pleine segmentation. Dans la première semaine de juin, les larves s'y montrent avec leurs deux couches blastodermiques ; elles éclosent et abandonnent les colonies ordinairement du 10 au 15 juin. Il est aisé de se procurer à Marseille le *Sympodium coralloïdes ;* il recouvre fréquemment les rameaux des Gorgones des fonds coralligènes, qui ne semblent point trop gênées par son parasitisme ;

toutefois, on trouve dans les sables vaseux, un peu en dehors de la station ordinaire des Gorgones, des touffes rabougries que le *Sympodium* a complètement détruites, et il est curieux de constater que le plus souvent les *Sympodium* de ces régions ont des tissus plus mous, moins encroûtés de sclérites, et en même temps plus épais que ceux des zooïdes qui habitent les fonds coralligènes. De même, les *Alcyonium* des fonds coralligènes s'offrent à nous avec des particularités différentes de celles que revêtent les colonies des fonds vaseux.

La fécondation et l'organisation de la larve se réalisant, chez le *Sympodium*, dans la cavité mésentérique de la mère, il est clair que l'on trouve de grandes difficultés à surprendre les premiers phénomènes de la segmentation, qui semble d'ailleurs aussi rapide chez cette espèce que chez les *Clavularia crassa*.

L'œuf le moins avancé que nous ayons pu rencontrer est représenté figure 12 et figure 12 A, sur ses deux faces, tel qu'il se montrait avant l'action des réactifs. Toute la masse vitelline est divisée; on peut dire que la segmentation est dès ce moment complète. Elle est même plus avancée que celle offerte par l'ovule, figures 7 et 8, du *Clavularia crassa*, en ce sens que les balles de segmentation pénètrent en coin jusqu'au centre de l'œuf, les sillons s'étant accentués bien plus que dans le stade précédent des Clavulaires. Les figures 12 B, 12 C et 12 D, se rapportent à ce même œuf de *Sympodium*, rapetissé par l'action des réactifs et de la paraffine, et débité en coupes; dans les figures 12 C et 12 D, les balles de segmentation ne forment que deux assises; il semble bien sur la figure 12 B qu'il existe une cellule centrale, mais en réalité cet élément central doit appartenir à l'une des cellules périphériques dont la partie interne a été rencontrée par le rasoir. On croit reconnaître par places quelques taches claires correspondant, sans doute, à des noyaux en voie de condensation; la masse vitelline paraît plus homogène ici que dans le stade de l'œuf des Clavulaires, toutefois, les distinctions entre un vitellus périphérique et un vitellus central ne vont pas tarder à se manifester au stade segmentaire suivant.

L'œuf figure 13 est composé d'un plus grand nombre de cellules, et, en outre, ces cellules se sont uniformisées. Sur la coupe de ce même œuf (fig. 13 A), on voit que les parties internes de ces cellules cunéiformes ont été le siège de l'accumulation du vitellus nutritif graisseux, et qu'à la suite de ce phénomène, une segmentation transversale a séparé ces portions internes de la périphérie. A ce moment, l'œuf comprend deux zones nettement distinctes, dont le rôle peut être défini; la région externe correspond déjà à une zone ectodermique et la partie centrale à un endoderme primitif.

A dater de ce stade, l'œuf conserve les mêmes caractères tout en subissant une multiplication rapide des cellules constitutives. Telles sont bien les particularités des deux œufs représentés figure 14 et figure 15; dans la coupe figure 14 A, la

zone périphérique est déjà un ectoderme assez net, les cellules à vitellus graisseux de la partie centrale sont aussi plus nombreuses et occupent un espace plus nettement limité; dans la coupe figure 15, la segmentation est arrivée à son terme, sans que la structure des deux régions ait été modifiée. Il importe de remarquer que les noyaux des cellules ne se laissent pas encore teindre par les réactifs; ils deviennent, au contraire, très nets, malgré leur petitesse, au stade suivant représenté par la figure 16. Tandis que, sur cette coupe, les éléments ectodermiques périphériques sont disposés en une couche épithéliale de plus en plus régulière, et que les cellules endodermiques sous-jacentes participent à la même impulsion, les contours des cellules centrales deviennent moins nets et ces éléments se creusent même de vacuoles : ce sont les phénomènes préparatoires à la constitution de l'embryon représenté en coupe figure 17. Dans celle-ci, l'ectoderme est une véritable couche épithéliale simple; au-dessous, l'endoderme est constitué par des éléments disposés en une rangée régulière englobant une masse vitelline en voie de dégénérescence graisseuse, dans laquelle les contours des cellules deviennent de plus en plus confus et où les noyaux eux-mêmes disparaissent. La partie centrale s'est donc dédoublée en un feuillet endodermique et un vitellus nutritif de réserve. Déjà, entre l'ectoderme et l'endoderme, une ligne très nette se dessine sous l'influence des réactifs, et indique le dépôt de la lamelle fondamentale qui va limiter l'endoderme, et nous permettre de déterminer ce qui appartient à l'ectoderme durant le cours de ses différenciations toujours plus complexes. Cette *lamelle fondamentale* ou *membrana propria* est incontestablement une formation de l'endoderme; nous la verrons bientôt s'accentuer et devenir un excellent point de repère entre les deux feuillets blastodermiques. — A un stade un peu plus avancé, l'embryon encore contenu dans l'enveloppe chorionnaire prend une forme de plus en plus ovoïde, les cellules de l'ectoderme se multiplient rapidement, tandis que les éléments de l'endoderme demeurent plus volumineux; les deux feuillets peuvent être ainsi aisément reconnus par transparence dans la figure 17 A ; la masse vitelline centrale emplit encore toute la cavité de l'embryon.

La figure 18 donne un embryon chez lequel cette masse vitelline commence à être absorbée de manière que des vides se montrent dans la partie centrale; ce phénomène s'accentue davantage en réalisant l'aspect de la figure 19. Si l'on fait une coupe longitudinale d'un embryon arrivé à cet état (fig. 20), on voit, sous l'ectoderme déjà muni de cils vibratiles et dont les cellules très serrées sont encore rangées en une seule couche, un endoderme bien régulier, et quelques îlots de vitellus nutritif épars, mais amassés de préférence dans la petite portion de l'embryon. Quelques véritables cellules demeurent dans cette cavité nutritive comme un reste des éléments endodermiques primitifs centraux, les unes appliquées contre l'endoderme, les autres rangées en une sorte de lame épithéliale

irrégulière ; du reste, ces ébauches épithéliales sont destinées à disparaître à leur tour, et ne participent en rien aux formations organiques de l'animal.

Immédiatement après leur éclosion, les larves se montrent avec une forme régulièrement ovoïde (fig. 22), et contiennent encore des proportions assez grandes de vitellus de réserve; elles demeurent pendant quelque temps dans la chambre mésentérique de la mère, nageant activement à l'aide des cils dont elles sont couvertes, et portant en avant, dans leur progression, leur plus grosse extrémité. Aussitôt après la ponte, ces larves prennent un aspect vermiforme (fig. 23); elles gardent une certaine quantité de globules nutritifs amassés aux deux bouts; mais chassés sans doute par les battements des cils du feuillet interne, on voit ces corpuscules se mouvoir avec rapidité au sein d'un liquide qui remplit toute la cavité. A ce moment, l'ectoderme, sur une coupe, montre plusieurs couches de noyaux (fig. 23 A); les cellules endodermiques se sont chargées de globules gras, ont pris un aspect en massue, et, entre les deux feuillets, la lamelle fondamentale s'accentue, s'épaississant et s'infléchissant suivant les mouvements de l'endoderme. La vie errante de la larve est assez courte, de telle sorte que la dispersion des espèces ne saurait être très active sans l'intervention des courants ; trois ou quatre jours après la ponte, les larves se fixent par leur gros bout, qui semblait être la région céphalique lorsqu'on voyait leur manière de progresser. Dans cette grosse extrémité, l'ectoderme forme une couche plus épaisse; il s'aplatit, se soulève même en un point central, pendant que le corps se raccourcit. Les figures 24, 25, 26 et 27, montrent diverses phases successives de la fixation.

Le petit bout se déprime à son tour; il constitue une plaque ectodermique (fig. 28) sur laquelle persiste fréquemment un bouton (fig. 29). La figure 28 représente une coupe verticale un peu tangentielle, d'une larve fixée, au moment où, au pôle supérieur, la lame ectodermique s'est épaissie par des multiplications cellulaires, et cette même lame s'infléchit par une invagination de plus en plus accentuée ; ce phénomène correspond à la formation de l'œsophage. L'endoderme est refoulé en même temps que l'ectoderme. La figure 30 indique la première ébauche de cet œsophage. Dans la coupe verticale d'une larve plus âgée (fig. 31), l'œsophage est arrivé à peu de chose près au terme de son refoulement, mais le fond du sac qu'il délimite n'est pas encore percé et il ne communique donc pas avec la cavité nutritive primitive, dans laquelle restent de petits amas vitellins. L'endoderme s'est soulevé en divers points ; la lamelle fondamentale l'a suivi, et des rudiments de cloisons se sont ainsi dessinés, en même temps que d'autres phénomènes de différenciation histologique avaient leur siège dans la couche ectodermique. Si l'on dissocie les éléments d'une larve fixée, arrivée à ce stade, on trouve (fig. 28 A) des cellules ectodermiques *c*, *c*, *c*, ayant déjà les caractères des corps épithélio-nerveux ou épithélio-musculaires, des cellules endo-

dermiques *a*, *a*, *a*, dont quelques-unes *(a')* sont unies par la substance qu'elles sécrétent — substance de la lamelle fondamentale, — et enfin des cellules musculaires endodermiques *b*.

Les cloisons mésentériques apparaissent précocement, nous l'avons dit, chez le *Sympodium*, à mesure que la larve se fixe, et avant même que le refoulement œsophagien se soit manifesté ; elles correspondent à des plis de l'endoderme que suit la lamelle fondamentale, et dans l'intérieur desquels se dépose une substance gélatineuse exsudée par les cellules ectodermiques. Cette particularité est reconnaissable par exemple sur la coupe transversale figure 32 B ; elle était aussi visible sur la coupe figure 31 ; ces cloisons mésentériques, chez le *Sympodium*, se forment dès le début avec une parfaite régularité ; les plis endodermiques se produisent de manière à constituer immédiatement les huit cloisons caractéristiques des Alcyonaires. Dans la figure 29, qui nous montre l'aspect d'une larve fixée depuis peu, dont le sac œsophagien n'est pas encore percé, mais garde le bouton de la petite extrémité des larves errantes, les huit cloisons sont déjà bien régulières et à peu près complètes. La figure 32 est celle d'un zoïde plus avancé, dont le sac œsophagien est percé, et dont les tentacules se dessinent autour de la bouche comme des mamelons simples correspondant aux espaces compris entre deux cloisons. Une coupe transversale de ce jeune zooïde, menée dans la région œsophagienne (fig. 32 A), est instructive ; l'œsophage se montre dans la partie centrale avec des cellules disposées sur plusieurs rangs, qui dans les parties libres, apparaissent finement granuleuses ; les cloisons semblent très minces, et comme formées seulement par la lamelle fondamentale ; l'endoderme les tapisse d'une mince couche cellulaire, tandis que ce feuillet est bien plus épais sur la partie qui s'applique contre l'ectoderme des parois du corps. Cet ectoderme est d'ailleurs complètement transformé ; ses cellules ont exsudé une substance gélatineuse qui s'est interposée entre elles, en les disjoignant et en s'accumulant surtout dans la région profonde la plus voisine de la lamelle fondamentale. Ce phénomène est reconnaissable sur la figure 32 A, malgré le faible grossissement ; il est aussi visible sur la figure 32 B, mais il nous paraît tellement important que nous reproduisons ici, dans le texte, sous un fort grossissement (800/1), l'aspect de cette coupe transversale dans les parois du corps d'un jeune *Sympodium* fixé depuis peu (fig. A).

La question que nous examinons ici touche à la détermination de la nature véritable de la couche dite mésodermique chez les Cœlentérés. Nous pensons que ce prétendu mésoderme n'est qu'une différenciation des feuillets blastodermiques élémentaires, et que par exemple, la couche profonde de l'ectoderme, souvent appelée mésoderme, n'est bien réellement qu'une substance gélatineuse conjonctive, sécrétée par l'ectoderme, et dans laquelle émigrent des éléments cellulaires. Nous assistons pour ainsi dire à ce phénomène en examinant la figure A.

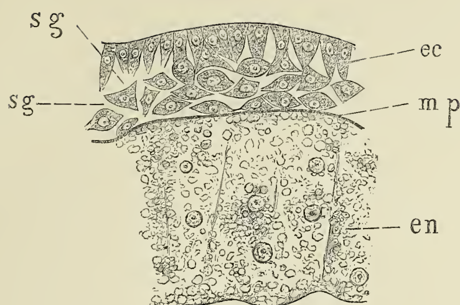



Figure A.

Coupe transversale d'un jeune *Sympodium*, peu de temps après sa fixation. Grossissement $^{800}/_{1}$.

**en**, endoderme; **ec**, ectoderme; **mp**, lamelle fondamentale limitant les deux feuillets; **sg**, substance gélatineuse sécrétée par l'ectoderme et disjoignant ses cellules.

L'endoderme y est indiqué par de grandes cellules à contours confus, chargées de globules graisseux; la lamelle fondamentale sécrétée par cet endoderme est nettement tracée; toute la région située en dehors de cette lamelle, qui n'est elle-même qu'une sorte de cuticule interne ou de membrane basale, appartient à l'ectoderme qui doit se différencier en tissus complexes. Dans cet ectoderme, au début, toutes les cellules étaient pressées les unes contre les autres; mais, peu à peu, une substance gélatineuse conjonctive est exsudée par ces cellules dont une portion est demeurée appliquée contre la cuticule externe pour former un revêtement épithélial; tandis que d'autres, subissant une sorte de migration, se sont enfoncées plus profondément dans le feuillet externe, là où cette substance gélatineuse s'amassait. C'est à cette partie profonde de l'ectoderme que l'on a souvent appliqué, mais d'une manière tout-à-fait fautive, le nom de mésoderme des Cœlentérés. La gélatine produite par l'ectoderme parvient également dans les plis de l'endoderme constituant les cloisons, de telle sorte que l'axe de ces lames est bien de nature ectodermique, comme nous le dit M. de Lacaze-Duthiers dans sa belle étude du Corail, mais il est limité par la lamelle fondamentale contre laquelle s'appliquent à l'intérieur les éléments histologiques différenciés de l'endoderme, les grands muscles longitudinaux des cloisons, et les cellules nerveuses endodermiques. De leur côté, les cellules de l'ectoderme doivent constituer dans le tronc, des muscles circulaires, des éléments sensitifs, toutefois ces différenciations chez les

larves normales de *Sympodium* sont relativement tardives et précédées par une production hâtive de sclérites.

Peu de temps après la formation des tentacules simples, on voit, à l'intérieur de quelques-unes des cellules ectodermiques migratives, descendues dans la partie profonde au sein de la substance gélatineuse, apparaître à côté du noyau de petits corps réfringents, qui sont des concrétions calcaires indiquant l'origine des premiers sclérites. Sur la figure 33, ce phénomène est bien visible. La production des sclérites procède avec rapidité ; lorsque les jeunes zooïdes commencent à montrer les pinnules de leurs tentacules, les sclérites ont atteint de grandes dimensions, les cellules ectodermiques se sont groupées à la périphérie en formant une ou deux assises; la masse gélatineuse a pris une grande épaisseur, elle englobe des cellules, elle contient à sa base des éléments musculaires transverses ectodermiques, mais les corps les plus importants sont incontestablement les sclérites, ainsi qu'on le remarque sur la figure 34.

Nous pouvons donner, sous de plus faibles grossissements, une coupe d'ensemble verticale, passant à peu près par le centre d'un zooïde de *Sympodium* possédant déjà ses tentacules pinnés, c'est-à-dire ayant réalisé toutes les différenciations histologiques et anatomiques caractéristiques des Alcyonaires prototypiques isolés. Cette coupe (fig. 35) montre à l'intérieur du sac œsophagien toute la partie supérieure de la colonne, c'est-à-dire la région tentaculaire rétractée. L'œsophage est nettement reconnaissable (*æ*) à sa couche épaisse de cellules vibratiles reproduisant l'aspect de l'œsophage coupé en travers dans la figure 32 A; l'endoderme tapisse intérieurement l'œsophage et s'élève en masse mamelonnée dans le fond de la cavité mésentérique. La lamelle fondamentale se reconnaît partout nettement entre l'endoderme et l'ectoderme. Le dépôt de substance gélatineuse dans l'ectoderme a atteint des proportions considérables, principalement dans la région moyenne de la colonne ; en ce point, les sclérites sont nombreux et volumineux. La couche épithéliale ectodermique y est très mince et elle ne comprend guère qu'une assise de cellules; d'autres éléments cellulaires sont épars dans la masse gélatineuse. Au point où la larve s'est fixée, et qui constitue en ce moment un véritable disque pédieux, les cellules ont presque complètement disparu, et l'on reconnaît une lame externe cuticulaire assez dense, qui correspond au mucus fixateur sécrété par l'ectoderme primitif. Par contre, sur les bords du pied, mais principalement sur un des côtés de la coupe, la partie externe (*zn*) de l'ectoderme est encore constituée par de nombreuses assises cellulaires dans lesquelles l'activité nutritive semble puissante, et il est permis de supposer que ces amas cellulaires ectodermiques de la base du polype correspondent aux phénomènes prochains de bourgeonnement, et qu'ils représentent les points ou la cormogénèse doit commencer.

Il est donc bien clair à nos yeux que ces différences dans les diverses régions de l'ectoderme, que les proportions variables des couches qui le composent, sont des phénomènes histologiques qui ne peuvent être comparés à l'élaboration d'un mésoderme embryonnaire; nous persistons à considérer comme de nature purement ectodermique la portion située en dehors de la lamelle fondamentale.

Une coupe longitudinale telle que celle figurée ici ne peut nous renseigner suffisamment sur la disposition des couches musculaires de l'animal; elle est cependant concluante pour ce qui concerne la musculature de la région tentaculaire. La figure 35 montre les tentacules rétractés dans l'œsophage, avec leur ectoderme à grandes cellules; l'un de ces tentacules a été coupé transversalement, les autres sont en coupe longitudinale; dans les deux cas, on peut reconnaître que les muscles longitudinaux de ces tentacules ne sont plus comme le long des cloisons une dépendance de l'endoderme, mais qu'ils sont situés en dehors de la lamelle fondamentale et qu'ils appartiennent par conséquent à l'ectoderme; ils occupent déjà cette place au sommet de la colonne (*ml*). Inversement les muscles transverses (*mt*) ou annulaires sont à l'intérieur de la lamelle fondamentale, dans les tentacules, et par conséquent de nature endodermique. Ces observations concordent complètement avec ce que nous a montré la structure histologique des Actiniadées. Dans les Actinies, comme dans les Alcyonaires, la musculature comprend dans la région tentaculaire des muscles longitudinaux ectodermiques et des muscles transverses endodermiques, et dans la colonne, de grands muscles longitudinaux des cloisons d'origine endodermique et des muscles annulaires ectodermiques appliqués contre la lamelle fondamentale. Dans quelques types d'Actiniadées, dont la colonne prend un développement exceptionnel, des muscles circulaires complémentaires (par exemple chez les *Calliactis*) se groupent dans l'épaisseur de la couche gélatineuse, particularité qui peut exister chez les Alcyonaires.

Il est inutile de pousser plus loin l'étude du développement normal du *Sympodium coralloïdes*, car nous avons atteint un stade auquel l'animal est définitivement constitué.

## § III. — OBSERVATIONS SUR LES PHASES LARVAIRES DES *CLAVULARIA PETRICOLA*.

L'étude que nous venons de faire du développement normal des *Sympodium* nous dispense de donner des détails sur les premières phases embryonnaires des

Clavulaires pétricoles; nous nous sommes déjà servis de l'espèce ovipare des Posidonies, — *Clavularia crassa,* — pour élucider les phénomènes de la segmentation ; nous reprenons l'histoire de ce genre au moment où la larve est formée, en nous attachant surtout aux larves des Clavulaires pétricoles, qui ne nous semblent pas d'ailleurs différer notablement des autres dans leurs élaborations histologique et anatomique. Nous avons dit que les *Clavularia crassa* des Posidonies pondaient des œufs dans la première semaine de juin et que ces œufs donnaient des larves un mois après ; la reproduction du *Clavularia petricola* est plus précoce et semble mieux correspondre aux époques du *Sympodium.* Du 15 au 20 juin, les *Clavularia* fixées sur les pierres de la calanque du Morgilet rejettent des larves qui sont reconnaissables à la forme grêle de leur corps (fig. 41); c'est là d'ailleurs la seule différence que l'on puisse constater à un examen superficiel entre ces larves et celles de Sympodes. Pourtant, en les examinant avec quelque attention et par simple transparence, on croit reconnaître une structure plus complexe de l'ectoderme et des traînées longitudinales nombreuses qui semblent indiquer des cloisons primitives; l'étude microscopique des coupes de ces larves traitées par des réactifs appropriés, acide osmique, acide chromique, etc., vient confirmer ce soupçon. La figure 41 A correspond à une coupe transversale dans le gros bout d'une de ces larves de Clavulaire pétricole; entre l'endoderme et l'ectoderme, la lamelle fondamentale est indiquée, l'endoderme lui-même est représenté par de grosses cellules claviformes pleines de grandes vacuoles graisseuses; à ces cellules adhèrent des amas assez volumineux d'éléments vitellins de réserve. L'ectoderme a atteint une épaisseur et une différenciation histologique que n'offraient pas les larves de *Sympodium ;* nous avons vu que chez ces dernières le premier phénomène consistait en l'exsudation d'une masse gélatineuse qui disjoignait les cellules et en l'apparition des sclérites; chez les Clavulaires, par contre, les cellules de l'ectoderme se multiplient, demeurent pressées les unes contre les autres, se prolongent par des filaments basilaires; au milieu d'elles, des nématocystes nombreux apparaissent dans la zone périphérique de l'ectoderme, où les cellules semblent présenter une portion renfermant du protoplasme granuleux.

Une coupe longitudinale dans la même région (fig. 41 c) offre les mêmes particularités. L'ectoderme chez ces larves prend donc promptement tous les caractères d'un ectoderme d'Actiniaire avec ses cellules urticantes, ses éléments épithélio-musculaires et épithélio-nerveux, tandis que la formation des sclérites ne doit se manifester que plus tard. Dans la région moyenne du corps et dans le petit bout (fig. 41 B), l'ectoderme, sur une coupe transversale, montre la même structure; il est seulement moins épais. Mais l'endoderme apparaît formé par des cellules à contours plus nets, groupés le long de fausses cloisons, qui ne sont

en réalité autre chose que des dépôts de substance gélatineuse sécrétée par ces cellules endodermiques, se rattachant à la lamelle fondamentale, et s'unissant ensuite complètement avec elle, ou se détruisant. Après une vie errante, notablement plus longue que chez les *Sympodium*, les larves des *Clavularia petricola* se fixent par leur gros bout et rétractent leur extrémité amincie; les figures 42 et 43 montrent ce stade sur des larves d'âge un peu différent, l'une vue de profil (fig. 42), l'autre vue par en haut (fig. 43). Le caractère le plus important qu'elles présentent consiste dans le nombre très considérable de cloisons ébauchées et inégalement développées ; on peut en compter, dans le fond de la cavité mésentérique, jusqu'à vingt-six; mais au moment où la bouche se forme par suite du refoulement œsophagien (fig. 44), ces cloisons se régularisent. Huit d'entre elles deviennent prépondérantes et se rattachent à l'œsophage, tandis que les autres plus petites s'effacent ou persistent sur les bords comme des inflexions peu importantes. Le long de ces huit cloisons mésentériques, la lamelle fondamentale se repliera de manière à former le soutien, l'axe d'un grand muscle longitudinal de la cloison identique à celui des Actinies, aussi développé que chez ces dernières et incontestablement de nature endodermique.

Ainsi donc, chez les Clavulaires, les tissus de la larve diffèrent de ceux des jeunes Sympodes par le développement exagéré de l'élément musculaire, par les différenciations de la couche ectodermique de nature à favoriser les fonctions de relation. Le dépôt des sclérites est plus tardif, mais il suit exactement le même procédé de formation que chez les *Sympodium*, et lorsque le *Clavularia petricola* est adulte, si l'on fait une coupe transversale à la base d'un zooïde, on voit (fig. 45) que l'ectoderme s'est réduit en ce point et a produit une mince couche épithéliale sécrétant une cuticule épaisse, tandis que la région profonde de ce même ectoderme est constituée par un amas gélatineux plein de sclérites. Dans cette région stolonique, on ne voit plus trop d'éléments cellulaires dans l'ectoderme profond; les muscles eux-mêmes s'y réduisent à une mince couche circulaire et l'endoderme est formé de cellules bien régulières. Au-dessus, on rencontrerait une structure un peu plus complexe, mais qu'il est inutile d'analyser d'une manière détaillée.

En résumé, les observations que nous venons de décrire nous ont permis d'élucider divers points du développement des Alcyonaires, qui sont ainsi acquis définitivement à la science. M. de Lacaze-Duthiers n'avait pu reconnaître la segmentation de l'œuf du Corail; nous comprenons maintenant la raison de cette lacune dans les recherches du savant zoologiste. Von Koch, en étudiant récemment le développement de la *Gorgonia verrucosa*, n'a pas été plus heureux, et n'a montré que des stades assez avancés de la segmentation. Les phénomènes que nous avons décrits prouvent qu'il existe une subite division en plusieurs balles et nous avons le droit d'admettre qu'il en est ainsi chez tous les Alcyonaires; les faits

observés par B. Wilson, M. Wilson, et E. Osborn (1) sur la segmentation de l'œuf des *Renilla*, s'accordent bien avec nos descriptions, telles que nous les avons annoncées en septembre 1882, dans les Comptes-rendus de l'Institut. Les figures consacrées par l'un de nous aux premiers développements de l'*Alcyonium* (*Nablioudenia nat Razvitiem Cœlenterata*, pl. IV, *Alcyonium*, fig. 1, 2, 3, 4, 5 et 6) sont maintenant à nos yeux parfaitement exactes et correspondent aux mêmes particularités embryogéniques.

Le présent mémoire nous paraît enfin fixer définitivement l'opinion sur les divers tissus des Alcyonaires, et, par extension, des Cœlentérés en général ; nous reviendrons d'ailleurs plus loin sur ce sujet, mais nous devons indiquer ici que nos observations prouvent que l'on décrit comme un prétendu mésoderme chez ces êtres : 1° la lamelle fondamentale ou membrane basale, sécrétée par l'endoderme et n'ayant point la valeur d'un feuillet blastodermique ; 2° les régions profondes de l'ectoderme situées en dehors de cette lamelle ; 3° les éléments musculaires de l'endoderme.

## § IV. — SUR QUELQUES DÉVELOPPEMENTS ANORMAUX DES *SYMPODIUM*.

Avant d'achever l'exposé de nos observations embryogéniques, nous croyons devoir présenter quelques remarques sur divers phénomènes qui n'entrent pas dans la série normale du développement des *Sympodium*, mais qui à nos yeux offrent un intérêt tout particulier parce qu'ils indiquent un remarquable degré de plasticité dans les larves d'Alcyonaires. Le premier fait que nous ayons à signaler se rapporte à l'existence d'ovules dont la taille est notablement inférieure à celle des œufs ordinaires ; ces petits ovules sont susceptibles de se développer, et diffèrent en réalité par une plus faible quantité de vitellus nutritif ; de telle sorte qu'ils constituent à la fin de la segmentation un embryon à deux feuillets bien réguliers limitant une cavité centrale qui, au lieu d'être entièrement occupée par une masse vitelline de réserve, ne renferme que trois ou quatre petites cellules (fig. 21). Nous n'avons aucune donnée sur le sort ultérieur de ces embryons.

Un fait plus intéressant encore consiste dans la possibilité de garder captives dans les aquarium, des larves de *Sympodium*, qui, tandis que leurs sœurs se fixent et s'encroûtent rapidement, tardent à se fixer, et produisent des cloisons mésentériques tout en demeurant errantes. Les figures 36, 37, 38, nous représentent

(1) *Variation in the Yolk-cleavage of Renilla*. Zool. Anz., 23 octobre 1882.

trois larves de ce genre plus trapues que celles des Clavulaires, et revêtant d'ailleurs des formes diverses; les tissus de ces larves sont très transparents, et laissent voir des lignes longitudinales plus ou moins nombreuses indiquant les cloisons mésentériques. Ces cloisons sont irrégulières et peu nombreuses dans la larve figure 36; elles se sont multipliées dans la figure 37, et tendent à se régulariser dans la région antérieure — et plus tard basilaire — de la larve figure 38. L'étude histologique de ces larves à fixation tardive fait reconnaître des différenciations histologiques absolument inattendues, qui distinguent complètement ces jeunes des zooïdes ordinaires de Sympodes, issus des mêmes cormus. La figure 39 correspond à la coupe transversale faite dans le petit bout d'une telle larve anormale; l'endoderme est constitué par de longues cellules; ce feuillet s'est soulevé de manière à constituer des replis nombreux dans lesquels la lamelle fondamentale s'est engagée, et qui sont garnis, à l'intérieur de celle-ci, d'un revêtement de fibres musculaires longitudinales.

De son côté, l'ectoderme a atteint une épaisseur très considérable, si l'on remarque que le grossissement est 310/1, c'est-à-dire le même que celui des figures 32 B et 33 qui montrent les tissus des zooïdes normaux fixés. Les éléments ectodermiques se sont d'ailleurs différenciés d'une manière toute spéciale: les cellules, pressées les unes contre les autres, se sont allongées en poussant des prolongements fibreux dans la région profonde occupée par la gélatine qu'elles ont sécrétée ; l'épaisseur relative de cette couche gélatineuse est bien plus considérable que dans les cas ordinaires. Une coupe dans le gros bout de ces mêmes larves anormales, représentée figure 40 sous un plus fort grossissement (510/1), montre les mêmes particularités; les cloisons, nombreuses, y sont pourvues de leurs muscles longitudinaux endodermiques. Les cellules ectodermiques sont granuleuses dans leur portion externe; à la base de la couche gélatineuse, des bandes de fibres musculaires transversales se sont constituées, et les divers éléments de l'ectoderme reproduisent d'une manière frappante l'aspect des cellules épithélio-musculaires des Zoanthaires. Tandis que, dans ces larves demeurées errantes, les éléments contractiles se multipliaient d'une manière pour ainsi dire exagérée, par contre, aucun phénomène de formation de sclérites ne se manifestait, de telle sorte que les larves à fixation tardive des Sympodes ont suivi dans leur développement une marche particulière, et ont réalisé une structure plus proche de celle des larves de Clavulaires que de l'organisation des larves sœurs normales de *Sympodium*. Nous ne savons si ces larves à fixation tardive auraient pu dans la mer se transformer plus tard et produire des colonies particulières, telles que les cormus peu encroûtés dont nous avons signalé plus haut l'existence dans les fonds vaseux, mais il est incontestable que des circonstances biologiques quelconques peuvent provoquer dans la nature des adaptations similaires. L'observation que

nous signalons ici possède, pour les partisans de la théorie évolutive, une importance toute spéciale, puisqu'elle permet de supposer qu'il existe des variations intenses dans des organismes jeunes, sans doute plus susceptibles que les adultes de se plier à des circonstances nouvelles. Il est inutile de faire remarquer qu'il s'agit d'un développement qui, malgré ses caractères spéciaux, demeure en dehors des phénomènes tératologiques ; mais, pour donner plus de valeur aux quelques faits que nous venons d'exposer, des observations plus nombreuses et plus longtemps suivies sont encore indispensables.

# DEUXIÈME PARTIE

## CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

### SUR LES FEUILLETS BLASTODERMIQUES DES CŒLENTÉRÉS ET SUR LA NATURE DU MÉSODERME.

Après avoir exposé, dans les chapitres qui précèdent, les observations que nous avons pu faire, il nous reste à rechercher les relations qui existent entre les feuillets embryonnaires des Alcyonaires et ceux des autres Cœlentérés, aussi bien qu'avec les couches correspondantes des embryons des autres types du règne animal. Dans la note préliminaire insérée par l'un de nous au *Zoologischer Anzeiger* (1), il est dit que la couche qui contient les sclérites est à proprement parler un ectoderme, et ne peut être comparée au mésoderme des Cœlomates : « *Herrn A.-F. Marion gehört auch die Ansicht, dass das Mesoderm der Alcyoniden mit deren aüsserem Epithel einfach als Ectoderm aufzufassen sei, eine Ansicht, welcher ich mich vollständig anschliesse.* » Cette idée, qui était formulée en quelques mots, a été assez vivement critiquée par les frères R. et O. Hertwig, dont nous traduisons ici les paroles (2) : « Les Alcyonaires sont des animaux possédant trois feuillets. Le fait que dans leur substance conjonctive émigrent des cellules de l'ectoderme, n'autorise pas à regarder cette couche comme ectodermique ; elle doit être, au contraire, appelée mésoderme comme chez les Actinies. » Les Hertwig disent encore plus bas : « Si nous suivions la nomenclature proposée par Kowalevsky, nous ne pourrions parler que d'un ectoderme et d'un endoderme, puisque tous les tissus proviennent de ces deux feuillets. »

(1) KOWALEWSKY. *Entwick. der Alcyoniden, Sympodium coralloïdes u. Clavularia crassa.* Zool. Anz. II Jahrg. n° 38.

(2) R. et O. HERTWIG. *Die Actinien,* 2 Kapt. — *Ienaische Zeitsch. für Naturwiss.*, Bd. XIV, p. 65.

Les assertions de MM. Hertwig, pas plus que les conséquences qu'ils veulent en tirer, ne nous paraissent exactes, et nous allons essayer de donner avec quelques détails nos opinions sur ce sujet. Il nous semble qu'en nous bornant d'abord aux Cœlentérés et aux formes les mieux étudiées en ces derniers temps, nous trouverons une foule de faits à l'appui de nos assertions. Prenons en premier lieu les études classiques des frères Hertwig sur les Actinies, et examinons les résultats auxquels ces savants sont arrivés relativement à la structure de l'endoderme et de l'ectoderme.

La signification principale de leurs études est que ces deux couches ont une structure analogue. A la page 40 de leur mémoire, on trouve même une remarque significative : « *Es empfielt sich daher bei einer einheitlichen Darstellung der Histologie der Actinien auf die nebliche Eintheilung nach Ectoderm Mesoderm und Entoderm zu verzichten und anstatt dessen die einzelnen Gewebsformen gemäss ihrer histologischen Beschaffenheit nach einander zu betrachten.* » Ces paroles venant des savants qui connaissent le mieux l'organisation des Actinies ont pour nous une grande valeur et nous autorisent, sans nous engager dans plus de détails, à accepter la ressemblance complète de l'ectoderme et de l'endoderme. Voyons maintenant la nature des éléments histologiques qui constituent ces deux feuillets.

Dans chacun d'eux, nous trouvons chez les Actinies : 1° une couche épithéliale; 2° une couche musculo-nerveuse, et enfin 3°, entre ces deux éléments, une substance et des cellules conjonctives. Les deux feuillets eux-mêmes sont séparés par une plaque que l'un de nous a nommée *membrana propria*, et que Ed. van Beneden appelle *lamelle fondamentale*, terme que nous emploierons désormais. Cette lamelle existe chez tous les Cœlentérés, depuis les plus simples hydraires (*Hydra* et *Protohydra*) (1) jusqu'aux plus différenciés (Acalèphes et Siphonophores). Elle est toujours jointe à l'endoderme, même dans les cas où cette région, comme chez les Actinies, par exemple, se différencie considérablement, et elle marque toujours la limite externe de cet endoderme. Si nous comparons les deux couches séparées par cette lamelle en passant des Actinies aux Hydraires, nous verrons par exemple chez la Myriotelle, si bien décrite par Korotneff (2), les relations les plus simples. L'ectoderme est composé, chez cet Hydraire, par plusieurs couches de cellules superposées et par une couche musculaire ; l'endoderme possède également une couche musculaire, et ces deux feuillets sont séparés l'un de l'autre par la lamelle fondamentale. En descendant encore plus bas, chez les Hydroïdes

(1) D'après les observations récentes faites par l'un de nous (Kowalewsky) à Odessa, le *Protohydra* possède un endoderme bien développé, séparé de l'ectoderme par une lamelle fondamentale très nette.

(2) *Étude comparative des Cœlentérés* (en russe). Moscou, 1880.

les plus simples, les Campanulaires par exemple, on voit que l'ectoderme et l'endoderme sont constitués, chacun de son côté, par une unique rangée de cellules, et la lamelle fondamentale est interposée entre les deux. Il n'existe seulement, dans ce type le plus extrême, qu'une couche ectodermique et une couche endodermique, et l'imagination la plus fougueuse ne pourra admettre ici l'existence de couches mésodermiques (1). Ainsi, entre ces deux extrêmes, les relations des feuillets ectodermiques et endodermiques chez les Actinies et les relations de ces mêmes feuillets chez les Campanulaires, il existe tous les stades intermédiaires possibles, et nous serions bien reconnaissants envers le naturaliste qui nous pourrait indiquer où finissent l'ectoderme et l'endoderme simples, et où apparaît le prétendu mésoderme. Nous ne croyons pas que l'on puisse tracer de pareilles limites, et l'on est obligé de comparer l'ectoderme et l'endoderme des Campanulaires, composés chacun par une seule couche de cellules, à l'ectoderme et à l'endoderme de tous les autres types plus différenciés de Cœlentérés, et des Actinies en particulier.

Nous soutenons donc l'opinion que chez les Cœlentérés, ou tout au moins chez les Hydroméduses et les Anthozoaires ou Coralliaires, les différenciations des feuillets ectodermique et endodermique doivent être regardées comme des différenciations histologiques que l'on peut appeler mésodermiques, si l'on veut dire par ce terme que l'ectoderme et l'endoderme ont formé chacun une couche contenant les éléments et effectuant les fonctions du mésoderme des Cœlomates. Mais on ne peut vraiment identifier simplement, sans restrictions, ces deux couches des Cœlentérés au mésoderme des autres types d'animaux, et c'est dans ce sens que nous avons dit que la substance conjonctive qui apparaît entre les cellules mêmes de l'ectoderme (Alcyonaires), ne peut être comparée au mésoderme ; l'ensemble s'organise comme un ectoderme différencié, avec un épithélium superficiel et une couche conjonctive sous-jacente.

Ainsi, nous voulons bien admettre dans les feuillets des Hydroméduses et des Anthozoaires (Coralliaires) l'existence de deux couches profondes plus ou moins différenciées, et nommer si l'on veut cette différenciation une différenciation complexes, puisque les deux feuillets, ectodermique et endodermique, produisent, par ce procédé, des éléments histologiques semblables à ceux qui constituent le mésoderme des autres animaux. Nous accepterons que, chez les Hydroméduses et les Anthozoaires, les deux feuillets primitifs, ectodermique et endodermique, peuvent se modifier chacun de manières diverses et produire plusieurs sortes de tissus ; ils possèdent ainsi tous deux la propriété de

(1) Excepté la lamelle fondamentale regardée par quelques auteurs comme le premier rudiment du mésoderme.

former des éléments mésodermiques, mais cette propriété n'appartient pas encore à un seul des deux feuillets; ils sont parfaitement égaux et semblables sous ce rapport, puisque chacun d'eux peut fournir les éléments nécessaires à la formation du prétendu mésoderme, c'est-à-dire muscles, tissu conjonctif, et même organes génitaux (1) et système nerveux (2).

Les Cténophores sont les plus évolués des Cœlentérés, et la formation de leurs tissus est maintenant si bien connue que nous possédons toutes les données nécessaires pour établir des comparaisons. Si, d'après la récente et magnifique monographie de Chun (3), nous suivons la genèse du tissu conjonctif ou gélatineux de ces êtres, nous trouvons une grande analogie avec ce qui existe chez les Alcyonaires. Nous voyons, sur les figures 32 et 33 de nos études, la formation du tissu conjonctif et gélatineux, et la migration dans son intérieur des cellules ectodermiques, ou mieux l'apparition, entre ces cellules elles-mêmes, de la substance conjonctive, qui les entoure et les enveloppe directement. M. le docteur Chun a fait une observation analogue d'une extrême importance pour expliquer l'homologie du tissu gélatineux des Cténophores; il trouve précisément que les cellules qui s'enfoncent dans ce tissu sont de simples cellules épithéliales; il dit qu'en un certain point les cellules épithéliales se multiplient d'une manière plus énergique, et deviennent plus petites, en même temps que les cellules voisines déposent une mince couche gélatineuse où elles ne tardent pas à s'enfoncer. Il a trouvé des cellules qui d'un côté sont déjà plongées dans la substance conjonctive, tandis que, de l'autre, elles tiennent encore à la surface; d'autres enfin sont entièrement séparées de l'épithélium superficiel; les figures 2 de la planche XV et 1 de la planche XVII de l'ouvrage de Chun, démontrent ces faits. Et ce qui est plus important encore, cette migration de cellules épithéliales dans la couche gélatineuse persiste pendant la vie entière (Chun, p. 198), de telle sorte qu'il n'existe aucune possibilité de distinguer ici dans les téguments deux couches, l'une ectodermique et l'autre mésodermique. M. Chun compare ce développement de substance gélatineuse et cette migration cellulaire à la production des ostéoblastes dans les processus de formation des os; cette comparaison est exacte et ces deux procédés sont complètement semblables: formation d'une substance gélatineuse, et émigration dans cette substance de cellules épithéliales périphériques.

Nous croyons que les faits récapitulés ci-dessus sont assez concluants pour nous permettre de soutenir cette idée, que la couche conjonctive des Alcyonaires ne

---

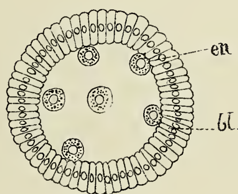
(1) Différents Hydroïdes, d'après Weismann.

(2) Actinies, d'après les frères Hertwig.

(3) Docteur C. Chun. *Ctenophoræ*; *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, p. 196 et suiv., pl. VII et VIII

peut être nommée un mésoderme, mais doit être considérée comme une différenciation particulière de l'ectoderme.

Parmi les Cœlentérés, les relations des feuillets dans la classe des Spongiaires sont un peu plus difficiles à déterminer que chez les Alcyonaires. Il existe cependant, chez toutes les larves d'Éponges, deux feuillets embryonnaires bien distincts, ordinairement considérés comme un ectoderme et un endoderme; quelques auteurs appliquent à la couche moyenne intercalaire le nom de mésoderme. Si nous suivons le développement de la larve, d'après la description donnée par *Metschnikoff* pour l'*Halisarca Dujardini* (1), nous trouvons qu'après la segmentation il se forme une blastosphère dont les cellules entourent une cavité de segmentation; ces cellules blastodermiques en produisent d'autres qui tombent dans la cavité segmentaire et la remplissent entièrement. Il apparaît ainsi une larve munie de deux feuillets. Si nous étudions les Hydroïdes, les Eucope par



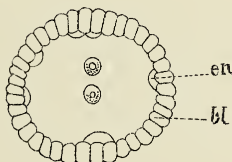




FIGURE C. *Halisarca*. FIGURE B. *Eucope*.

**en**, cellules endodermiques de la blastosphère;
**bl**, blastoderme.

exemple, nous rencontrons un développement larvaire tout-à-fait semblable à celui des Halisarca; il se réalise d'abord une blastosphère avec une cavité de segmentation; puis les cellules blastodermiques en engendrent de nouvelles qui tombent dans cette cavité, la remplissent et constituent un feuillet interne qui correspond indubitablement à l'endoderme larvaire. On reconnaît en effet, en suivant la transformation de la larve jusqu'à l'Hydroïde, que les cellules qui ont rempli la cavité segmentaire donnent naissance à l'endoderme; c'est là un fait indiscutable. En comparant cette évolution à celle des Halisarca, on voit donc bien que les processus embryonnaires sont semblables dans les deux cas; on peut admettre que les cellules qui remplissent la cavité de segmentation correspondent à un endoderme; mais,

(1) *Spongiologische Studien.* Zeitsch. f. w. zool., XXXIII, Bd., p. 354.

pour en être davantage certain, il faut suivre la série des processus du développement chez les Halisarca. Il se montre dans ce feuillet interne, ainsi que l'un de nous (Kowalewsky) l'a reconnu avec Metschnikoff, de petites cavités entourées par un épithélium ; toutes les cellules internes ne se transforment pas en éléments épithéliaux limitant ces petites cavités, mais la majorité d'entre elles conservent leurs positions premières et, après la métamorphose, deviennent ce qu'on a appelé les cellules mésodermiques des Éponges. C'est dans l'intérieur de ces cellules qu'apparaissent chez d'autres Spongiaires, *Esperia* et autres, pendant l'état larvaire ou après la métamorphose, les spicules caractéristiques; telle est la principale base de l'opinion qui tend à faire considérer ces cellules comme des cellules mésodermiques.

Metschnikoff est l'un des plus ardents défenseurs de cette théorie; il va même plus loin que les autres, puisqu'il affirme que toutes ces cellules internes doivent être regardées comme étant plutôt de nature mésodermique que de nature endodermique; et, afin de démontrer que les cellules qui bordent les cavités et les cellules mésodermiques sont identiques, il a fait toute une série d'observations ingénieuses qui prouvent en fin de compte qu'il n'y a pas de différences entre elles. Metschnikoff dit que les cellules qui tapissent les cavités gastro-vasculaires peuvent émigrer dans la couche mésodermique et se transformer en « Mesenchymzellen » de Hertwig, et que, d'un autre côté, il est possible aux « Mesenchymzellen » d'aller tapisser les cavités gastro-vasculaires, pour se transformer en cellules endodermiques, et fonctionner comme elles : en un mot, pour cet auteur, ces deux couches ne peuvent pas être séparées l'une de l'autre et constituent un seul et même feuillet. Nous sommes absolument de cet avis; mais, en nous basant sur le mode de développement de ce feuillet, sur l'étude de tous les Cœlentérés et en particulier sur celle des Alcyonaires, nous croyons que ce feuillet central tout entier doit être considéré comme endodermique, et le fait que chez les Halicondriées l'endoderme produit des spicules ne nous paraît pas une objection, car nous avons déjà vu que l'endoderme des Actinies est susceptible de donner naissance à des muscles, à des nerfs et à du tissu conjonctif. Il est clair que c'est là l'indice d'une véritable identité physiologique des deux feuillets, endoderme et ectoderme, et s'ils peuvent tous deux également se différencier en produisant des muscles, des nerfs et des éléments conjonctifs, pourquoi n'auraient-ils pas aussi la faculté de donner tous deux naissance à des spicules?

Ainsi donc la présence de spicules dans la couche interne des larves des Halicondriées ne nous paraît pas un argument décisif pour conclure que cette couche est un mésoderme ; nous croyons au contraire que cette couche dont le développement est semblable à celui de l'endoderme de beaucoup de Cœlentérés, entre autres des Hydroméduses (Eucope) et des Actinozoaires, ne peut être regardée

que comme un endoderme différencié. Le fait même, avancé par Metschnikoff, que les cellules tapissant la cavité gastro-vasculaire se transforment en cellules du mésenchyme et réciproquement, nous met dans l'impossibilité de distinguer dans la masse centrale des Halicondriées, un mésoderme et un endoderme et il faut ou bien considérer à l'exemple de Metschnikoff toute cette masse comme un *mésoderme*, ou bien admettre avec nous qu'elle constitue un *endoderme* spécial.

L'idée de nutrition parenchymatique, que Metschnikoff expose avec un si grand talent (1), nous paraît elle-même favorable à l'opinion que les cellules internes des Eponges Halicondriées représentent un endoderme. Du reste, cet auteur dit lui-même : « Primitivement, les organes de nutrition devaient être constitués par un parenchyme compacte ; » et précisément la disposition des cellules en couches épithéliales n'est pas nécessaire pour la nutrition parenchymatique ; même les cellules rangées en forme d'épithélium changent dans ce but leur position régulière, perdent leurs relations et se disposent en plusieurs couches de manière à former des agglomérations. Cette nutrition parenchymatique, décrite en premier lieu par Metschnikoff pour les Éponges, peut altérer ainsi les rapports normaux des cellules et les placer sur plusieurs rangées, ou bien en gardant ses caractères primitifs, elle ne doit pas favoriser une disposition épithéliale des tissus, disposition qui ne lui offre pas d'avantages. Cette nutrition plus énergique de la couche interne des Halicondriées, pourrait bien, d'autre part, développer en elle la propriété de former les principaux éléments du corps. Nous connaissons chez les Hydraires ce fait extraordinaire que les œufs d'Eudendrium produits par l'ectoderme, émigrent dans l'endoderme, à cause de la nutrition plus abondante et plus facile qu'ils y trouvent. C'est par une sorte de phénomène physiologique analogue que nous voyons chez les Spongiaires, ces animaux inertes, où l'ectoderme est réduit à un épithélium à peine reconnaissable avec les réactifs les plus énergiques (nitrate d'argent), toutes les fonctions vitales concentrées dans la couche interne, dans un endoderme devenu prépondérant dans l'économie de ces êtres.

Mais les Spongiaires nous fournissent encore d'autres arguments en faveur de la thèse que nous soutenons. S'il est vrai que chez les Éponges siliceuses du groupe des Halicondriées, les spicules, c'est-à-dire les éléments principaux du prétendu mésoderme, naissent aux dépens de l'endoderme, ce phénomène n'est point général et ne s'applique pas à toutes les familles.

En effet, Metschnikoff, dans son étude *zur Entwickelungsgeschichte der Kalkschwamme* (Zeit. f. w. Zool. Bd. XXIV, p. 3), s'exprime de la manière sui-

(1) *Zur Lehre über die intracellulaire Verdauung niederer Thiere, Zoolog. Anzeiger.* N° 113, 1882, p. 311.

vante : « La métamorphose de la larve *Sycandra raphanus*, consiste en ce que la région dépourvue de cils vibratiles et constituée par de grandes cellules, se change en une couche qui produit les spicules. La portion de la larve couverte de cils s'invagine et se transforme en endoderme. Ainsi la couche composée de grandes cellules représente l'ectoderme et c'est dans les cellules de l'ectoderme des Éponges calcaires que se forment les spicules. »

Franz Eilhard Schultze, dans un de ses articles (Zeits. f. w. Zool. Bd. XXXI, p. 262), supposait que ces spicules prennent naissance dans la couche hyaline séparant l'ectoderme de l'endoderme; mais dans un mémoire plus récent (*Neunte Mittheil. Unters. üb. d. Bau und die Entw. d. Spongien.* — Zeits. f. w. Zool. Bd. XXXIV, p. 421), le même auteur déclare qu'il regarde comme plus probable que les spicules naissent dans les cellules ectodermiques elles-mêmes et non dans la couche gélatineuse. L'origine ectodermique des spicules de Calcisponges est donc parfaitement hors de doute et l'identité de cette formation avec le mode d'apparition des sclérites des Alcyonaires est tellement évidente qu'elle s'impose pour ainsi dire à l'esprit du zoologiste le moins prévenu.

Ces seules données nous semblent suffisantes pour déclarer que, conformément aux idées que nous avons énoncées à propos des Alcyonaires, les Spongiaires sont constitués par deux feuillets, par un ectoderme et par un endoderme susceptibles tous deux de former, par différenciations histologiques, des éléments dits mésodermiques, avec cette particularité néanmoins que l'endoderme possède chez ces êtres une prédominance incontestable.

Ces diverses considérations auront, pensons-nous, exactement expliqué nos vues sur la formation des deux feuillets primitifs des Cœlentérés; il peut être cependant utile de poursuivre cette étude comparative chez les autres Métazoaires, afin d'éclaircir plus complètement les relations qui existent entre les feuillets des Cœlentérés et ceux de Cœlomates.

Les Échinodermes sont les formes les plus voisines des Cœlentérés et nous commencerons naturellement par eux cette rapide révision.

Les excellentes études de Metschnikoff (1) sur l'embryogénie des divers représentants de ce type nous donnent la possibilité d'établir une comparaison bien complète.

Nous montrerons d'abord les rapports qui existent entre la cavité du corps des Échinodermes et la cavité nommée « Peritonealhöhle, » dont les parois s'appliquent, l'une sur la peau, l'autre sur l'intestin, et représentent le mésoderme proprement dit des « Enterocœlier » des Hertwig, c'est-à-dire des Nématodes,

---

(1) *Studien ueber die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mémoires ac. imp. sc. St-Pétersbourg.* VII$^e$ série, T. XIV, n° 8. 1869.

Chœtognathes, Brachiopodes, Annélides et Géphyriens, Échinodermes, Arthropodes et Vertébrés.

Les parois de la cavité péritonéale des Échinodermes sont homologues du mésoderme de tous les Entérocœliens, et il ne nous reste donc plus qu'à comparer sous ce rapport les Cœlentérés et les Échinodermes. Metschnikoff (1), dans son *Étude sur le développement des Méduses et des Siphonophores*, fait lui-même cette comparaison et donne des détails importants.

Page 74. — « Comme les larves des Échinodermes, et en premier lieu les larves d'Astéries, sont symétriques, il sera plus simple de les comparer avec les Cténophores. Pendant la troisième journée du développement d'une larve d'Astropecten, il se forme deux diverticules cœlomiques (fig. D, *d'*) à l'extrémité antérieure de la partie invaginée; le même fait se reproduit chez les larves de Cydippe (fig. E). La partie inférieure de l'invagination (fig. D, *d*) représente,

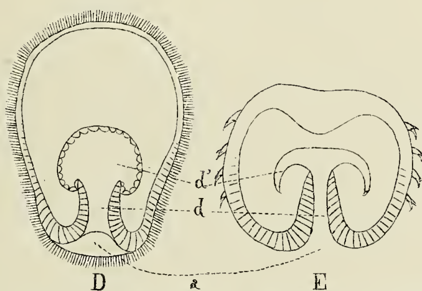


Figure D. *Astropecten*. Figure E. *Cydippe*.

dans les deux cas, l'appareil intestinal *(Verdauunsapparat)*, tandis que les deux diverticules supérieurs (fig. D et E, *d'*) se transforment chez les Cydippes en appareil gastro-vasculaire, et produisent, chez les Astropecten, la cavité péritonéale avec ses parois, et le système aquifère ou ambulacraire. Jusque là, le développement, chez ces deux classes, procède exactement de même, et on consentira sans doute à ce que je nomme le stade de la larve d'Astropecten, représenté par la figure D, un *stade cœlentérique ;* tandis que chez les Échinodermes, ce stade est de courte durée, il est persistant chez les Cœlentérés. »

---

(1) *Stud.ueber die Entwick. der Medusen und Siphonophoren.* Zeitsch. f. Wiss. Zool., XXIV Bd., p. 15.

Un peu plus bas (p. 75), Metschnikoff essaie de pousser la comparaison plus loin encore :

« Si nous prenons une larve d'Astéride qui a conservé sa symétrie, ses organes internes seront disposés comme l'indique la figure F ; nous trouvons, sur les deux

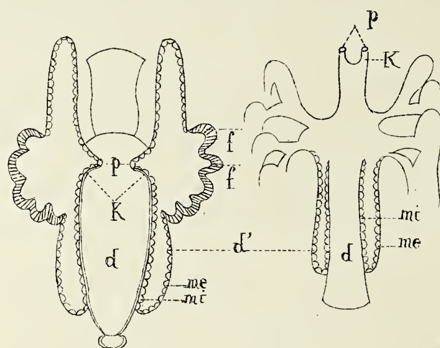



Figure F. *Larve d'Astéride.* Figure G. *Cydippe.*

**d**, estomac.
**k**, canal pierreux; **p**, pore de ce canal.

côtés de l'intestin, les diverticules représentés en *d'* sur les figures D et E, et, dans chacun de ces diverticules, il s'est formé cinq plis qui représentent l'indice du système aquifère, et un canal pierreux *k* avec son pore *p*. Le système cœlentérique des Cténophores, et plus spécialement des Cydippes, offre une disposition à peu près semblable (fig. G) ; nous trouvons, chez ces dernières, un estomac bien développé, *d*, qui communique avec les autres parties du système gastro-vasculaire. Dans son intérieur aboutissent huit canaux longitudinaux, que je veux paralléliser avec les dix canaux du système aquifère, et en surplus, descend le long de l'estomac et de chaque côté un cul-de-sac que je compare à la plaque latérale (lateralscheibe) ou sac péritonéal de la plupart des larves d'Échinodermes, ou au sac *d'* (fig. F) de la larve des Astérides : je regarde ces organes comme homologues. Ces sacs, dit Gegenbaur, sont très larges chez les Cydippes et apparaissent comme des cavités qui entourent l'estomac. Ces relations expriment très bien l'homologie qui existe entre les sacs latéraux des Cténophores et la cavité péritonéale des Echinodermes. »

Nous nous associons complètement aux idées exprimées à ce sujet par Metschnikoff, et d'ailleurs cette opinion a été accueillie par tous avec faveur.

Poussons plus loin encore les comparaisons et étudions les processus typiques de la formation de la cavité péritonéale et du mésoderme aux dépens des diverticules cœlomiques de l'intestin primitif; prenons par exemple la *Sagitta* (fig. H), l'*Am-*

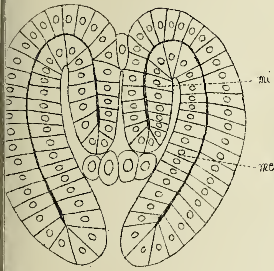



FIGURE H.

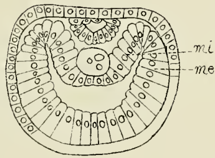



FIGURE I.

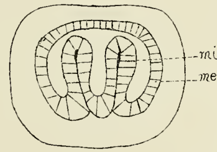



FIGURE J.

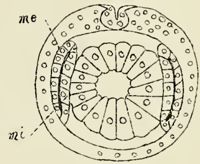



FIGURE K.

*phioxus* (fig. I), l'*Argiope* (fig. J) et la figure de *Polygordius* reproduite par Hertwig (fig. K). Les deux feuillets mésodermiques, qui apparaissent chez les Sagitta, Amphioxus, Argiope et Polygordius, sont homologues des deux feuillets mésodermiques qui proviennent des plaques latérales (lateralscheiben de Metschnikoff) chez les larves d'Échinodermes. Si l'on examine les figures, données par Metschnikoff, d'une jeune Synapte en voie de transformation (fig. L), on reconnaît

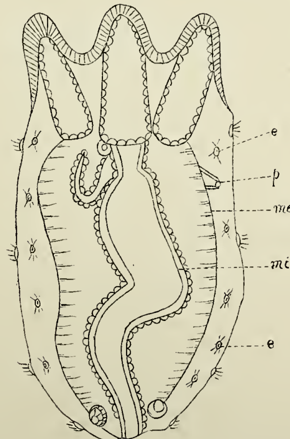



FIGURE L.

distinctement deux feuillets mésodermiques, l'un intérieur *mi* et l'autre externe *me*, qui correspondent aux mêmes feuillets de la larve, figure F, des Cydippe, figure G, de l'Amphioxus, de la Sagitta, etc. Il ressort de ces analogies établies sur des faits indiscutables, la conclusion que les deux feuillets *mi* et *me* des Synaptes et des Échinodermes correspondent aux deux feuillets mésodermiques des Chœtognates, des Annélides et des Vertébrés. Ces faits sont connus de tout le monde, et si nous les reproduisons ici, c'est afin de mettre sous les yeux du lecteur toutes les pièces qui serviront de base à nos conclusions ultérieures.

Les Échinodermes, à cause de leurs rapports de parenté avec les Cœlentérés d'un côté et les Cœlomates de l'autre, sont pour nous d'une grande importance ; après avoir déterminé la nature de leur mésoderme, homologue de celui des autres Cœlomates, il nous reste à parler d'une autre sorte de mésoderme encore accepté par la plupart des auteurs comme existant chez les Échinodermes. Ce mésoderme serait représenté par les cellules que Metschnikoff nomme « Cutiszellen, » et qui sont placées, chez les Synaptes (fig. L, *e*), entre la lamelle extérieure mésodermique *me* et l'épithélium extérieur; ces cellules, souvent nombreuses, sont très répandues chez les Échinodermes, et leur développement a été dernièrement fort bien décrit par Metschnikoff (1). Elles apparaissent en un point de la blastosphère ; dès le commencement de leur formation, elles sont disposées dans la couche blastodermique, et ce n'est que plus tard qu'elles pénètrent dans la cavité de segmentation et s'y dispersent. Ce sont des cellules, dit Metschnikoff, qui se détachent du point commun de formation de l'endoderme et du mésoderme. Hensen (2) est le premier, croyons-nous, qui ait comparé ces « Cutiszellen » aux cellules de la substance gélatineuse des Méduses et des Cténophores, et aussi la substance qui remplit la cavité segmentaire à cette substance gélatineuse elle-même. Nous pensons que cette comparaison est exacte, et que les « Cutiszellen » qui donnent naissance au squelette des Échinodermes correspondent aux cellules de la substance gélatineuse des Méduses et des Cténophores, et, par suite, aux cellules qui, chez les Alcyonaires et les Coralliaires, produisent les spicules et le squelette. Ces homologies nous semblent infiniment probables.

Mais, en ce qui concerne les Échinodermes, on est bien obligé de revenir à cette question : quelle est la nature de ces cellules ? D'après les observations de Metschnikoff sur les Synaptes, observations les plus complètes de toutes celles publiées jusqu'ici, ces animaux possèdent déjà, outre les « Cutiszellen », un mésoderme homologue de celui des autres Cœlomates ; ces éléments sont donc tout-à-

---

(1) Metschnikoff. *Vergleichend Embryologische Studien.* Zeitsch. f. Wiss. Zool., Bd. XXXVII, 1882, p. 294, pl. XIX, fig. 1.

(2) Hensen. *Ueber eine Brachiolaria der Kieler Hafens.* Archiv. f. Naturg., 1863, p. 272-273.

fait spéciaux et d'une nature différente. A quoi correspondent-ils chez les autres Cœlomates ? Chez les embryons de Sagitta, d'Amphioxus, etc., on ne trouve rien de comparable aux « Cutiszellen. » Mais comme, d'un autre côté, la couche située en dehors de la plaque mésodermique extérieure *me* représente, chez les Sagitta, les Annélides et les Vertébrés, l'ectoderme proprement dit et donne toujours naissance au système nerveux, comme cette couche produit également le système nerveux chez les Échinodermes, il est possible, en se basant à la fois sur cette genèse et sur la position de ce feuillet de le comparer, bien que composé de plusieurs rangées de cellules, à l'ectoderme des Sagitta, des Vertébrés. Nous pouvons dire ainsi que les tissus situés en dehors des parois qui entourent la cavité générale du corps des Échinodermes correspondent en général à l'ectoderme des autres Cœlomates ; mais que, chez les Échinodermes, cet ectoderme possède des éléments que l'on ne retrouve pas ailleurs. En définitive, ces « cutiszellen » sont spéciales aux Échinodermes, et nous ne leur connaissons rien d'homologue chez les autres Cœlomates, puisqu'elles sont absolument distinctes du mésoderme toujours formé aux dépens des diverticules cœlomiques produits par l'invagination gastrulaire.

Mais il n'en est pas de même pour les Cœlentérés. En comparant l'une à l'autre les figures 3 et 4 de Metschnikoff, relatives aux larves de Cydippes et d'Astérides, on voit que, dans les deux cas, les parois de la cavité centrale représentées sur le dessin, sont entourées de tous côtés par une substance gélatineuse renfermant des cellules ; si donc on peut considérer avec certitude comme homologues les organes principaux des larves d'Astérides et ceux des larves de Cydippes, il doit aussi en être de même pour les tissus qui environnent ces organes. Les cellules qui entourent, chez les larves d'Astérides, les organes représentés par la figure 3, sont les « cutiszellen » de Metschnikoff; les cellules qui entourent, chez les larves de Cydippes, les organes représentés par la figure 4, sont les divers éléments cellulaires plongés dans la substance gélatineuse des Cténophores ; il est donc possible de les comparer les unes aux autres, et nous croyons vraiment qu'elles sont homologues. Mais il ne faudrait pas déduire de cette homologie la conclusion que, de tous les Cœlomates, les Échinodermes seuls auraient conservé l'ectoderme des Cœlentérés, tandis qu'il aurait disparu chez les autres. Metschnikoff, dans le mémoire cité plus haut et dont nous avons reproduit quelques extraits, nomme *stade cœlentérique* cet état des larves d'Échinodermes lorsque la disposition de leur cavité interne rappelle celle des Cténophores ; on peut adopter cette appellation, en la basant non plus seulement sur la forme de la cavité gastrulaire, mais aussi sur l'homologie complète des tissus qui l'environnent.

Les considérations que nous venons de développer longuement amènent donc à conclure que l'ectoderme des Cœlentérés correspond à l'ectoderme des Échino-

dermes, et que celui-ci, par sa position en dehors de la lamelle mésodermique extérieure, correspond à l'ectoderme des autres Cœlomates. Nous tirons de là cette dernière conclusion, que l'ectoderme des Cœlentérés, avec toute la complexité des tissus qui le constituent, est homologue de l'ectoderme des Cœlomates.

Dans cette comparaison de l'ectoderme des Cœlentérés avec celui des Cœlomates, nous avons seulement eu en vue les types chez lesquels le mésoderme se forme aux dépens de diverticules cœlomiques dérivés de l'invagination primitive ; ce mode de formation est, en effet, le plus simple, le mieux étudié et partant le plus accessible à la comparaison. Mais le mésoderme n'apparaît pas toujours de cette manière ; on sait que chez certains types, placés par les frères Hertwig parmi les *Pseudocœliens*, le mésoderme est produit d'une façon différente, et, comme cela a été démontré pour les Mollusques par Rabl (1) d'abord et ensuite par Hatschek (2) et certains autres, provient de deux grandes cellules qui pénètrent dans la cavité primitive du corps avant ou pendant l'invagination. Ces deux grandes cellules, les *cellules primitives du mésoderme*, donnent naissance, en se multipliant, aux éléments mésodermiques qui remplissent chez les Mollusques, toute la cavité du corps ; chez les Annélides (3), ces cellules se rangent en petites plaques — segments primitifs — dans lesquelles apparaît, par division, ou mieux par écartement (Spaltung), la cavité du corps.

Nous croyons que les deux cellules primitives mésodermiques des Mollusques et des Annélides sont homologues, et nous nous basons pour cela, d'un côté sur l'identité de leur mode d'origine et d'un autre côté sur ce que dans les deux cas elles donnent naissance aux éléments du mésoderme. En effet, ces cellules apparaissent de la même façon, elles produisent les mêmes éléments, elles sont placées de la même manière par rapport aux autres organes : elles sont donc homologues. La seule différence, qui ne se manifeste que plus tard, réside dans ce fait que, chez les Mollusques, les éléments qui proviennent des cellules primitives mésodermiques ne forment pas de plaques segmentaires (Ursegmenten), tandis que le contraire existe chez les Annélides. Mais comme ces modifications sont ultérieures et bien tardives, elles n'influent en rien sur l'homologie qui existe entre les cellules primitives et le mésoderme qu'elles produisent ; on pourrait même rattacher cette formation du mésoderme par deux grandes cellules primitives à la formation par des diverticules cœlomiques. La naissance de ces diverticules aux dépens de l'endoderme, que l'on a constatée chez les Sagitta et

(1) Rabl. *Zur Entwickelungsgeschitchte der Fellerschneke.* Morph. Jahrb., Bd.V.

(2) Hatschek. *Zur Entwickelung der Teredo.* Arb. aus dem Zool. Jnst. zu Wien. Bd. III.

(3) Hatschek. *Studien über die Entwick. der Anneliden.*

autres, existe toujours lorsque l'intestin primitif est constitué par une couche de cellules épithéliales, car alors cette couche peut se plisser pour produire les diverticules cœlomiques dont dérive le mésoderme. Mais il ne peut en être ainsi lorsque l'endoderme entier, comme chez les Euaxes (1), par exemple, consiste en un amas compacte de cellules; la formation d'un pli, de diverticules aux dépens de la partie invaginée, est impossible à cause de cette disposition, et dans ce cas, au lieu d'une invagination, la segmentation d'une ou de quelques cellules produira les éléments primitifs du mésoderme. Une certaine ressemblance avec cette genèse existe, par exemple, dans les gastrula de quelques petits groupes dont l'endoderme n'est formé que par une seule cellule; il en est ainsi chez les Dicyémides (2), Orthonectides (3), les Dinophilus (4): l'endoderme entier dérive d'une seule cellule qui se transforme ou ne se transforme pas plus tard pour produire les cellules endodermiques de la gastrula. Ainsi la cavité intestinale, chez les gastrula, peut provenir d'une seule cellule ou bien de l'invagination de toute une moitié du blastoderme. Il est donc permis de supposer que des procédés semblables existent pour la genèse du mésoderme, et que celui-ci peut dériver d'un diverticule cœlomique ou d'une cellule qui se segmente; il n'y a là de distinction à établir qu'entre les manières dont le mésoderme se constitue après que les éléments primitifs dont il dérive ont déjà pris naissance; ces deux procédés sont les différentes manières dont le même endoderme arrive à produire le même mésoderme et l'homologie est ici indiscutable. Si, chez les Lombrics, il existe une cavité endodermique qui ne produit pas de diverticules cœlomiques, puisque le mésoderme dérive de deux cellules endodermiques qui se transforment en cellules mésodermiques primitives, cela pourrait être une conséquence du fait que les Lombrics sont des types plus récents que les Euaxes, et que le mode d'apparition de leurs cellules mésodermiques a été conservé par hérédité.

Tous ces raisonnements sont des essais d'explication qui n'ont d'autre valeur que celle d'hypothèses non encore basées sur des faits indiscutables. Si le mésoderme, dans le sens très général qui lui est donné par Metschnikoff et par d'autres auteurs, peut, dans le seul type des Cœlentérés, dériver dans un cas de l'endoderme (Éponges) et dans un autre de l'ectoderme (Alcyonaires, Éponges), il n'y a pas de raison pour ne pas admettre que ces deux origines différentes, indiquées chez les Cœlentérés, n'aient été conservées et localisées dans les types plus élevés.

---

(1) Kowalevsky. *Zur Entwick. der Würmer und Arthropoden. Entwicklung der Euaxes.*

(2) Van Beneden. *Rech. sur les Dicyémides*, p, 44, pl. III.

(3) Julin. *Rech. sur. l'organ. et le dév. des Orthonectides*, pl. I et II, p. 22.

(4) Korschelt. *Ueber Bau und Entwick. des Dinophilus apatrix.* Zeitsch. für wiss. Zool., Bd. 37, p. 315.

Ces diverses considérations nous permettent de revenir avec plus de sûreté à la détermination des couches des Cœlentérés. — Ed. van Beneden (1) paraît soutenir l'opinion que la lamelle fondamentale des Hydres et des Polypes peut être comparée au mésoderme des Cœlomates ; nous répétons que nous ne croyons pas qu'il en soit ainsi, et nous regardons cette lamelle comme une production particulière aux Cœlentérés, d'autant plus qu'elle existe seulement chez les Hydroméduses et les Coralliaires et qu'elle manque tout-à-fait chez les types plus différenciés des Cœlentérés — Cténophores — et chez des formes voisines, les Échinodermes. — Le mésoderme de tous les Cœlomates est pour nous un produit de l'endoderme ou peut-être quelquefois de l'ectoderme des Cœlentérés, puisque l'ectoderme et l'endoderme de ces derniers sont homologues de l'ectoderme et de l'endoderme des Cœlomates. Nous nous représentons ce mésoderme comme une formation apparue dès l'abord à la façon des diverticules cœlomiques des Échinodermes ; cette formation a été transmise par hérédité à tous les Cœlomates, en se différenciant et se modifiant dans ses processus d'apparition de manières diverses, et c'est ainsi que la genèse du mésoderme des Mollusques (Planorbes) nous paraît être une modification de la genèse par diverticules cœlomiques.

M. le D[r] Heider, dans ses intéressantes *Études sur l'Anatomie des Sagartia* (2), *Cerianthus* (3) et *Cladocora* (4), regarde de son côté comme constituant un mésoderme l'ensemble de la lamelle fondamentale et des deux couches musculaires de l'ectoderme et de l'endoderme ; il réunit ainsi sous le nom de mésoderme des éléments qui ne peuvent pas être séparés des feuillets auxquels ils appartiennent. Les couches musculaires ectodermique et endodermique sont tellement réunies à l'épithélium avec lequel ils sont en rapport qu'il est impossible de les en séparer, d'autant plus que, pendant la croissance de l'animal et sans interruption aucune, les éléments de la couche épithéliale superficielle produisent les éléments de la couche musculaire profonde. Souvent même une cellule fait à la fois partie de la zone superficielle par sa région externe et de la zone profonde par sa région interne.

Sous le nom de mésoderme ou de feuillet mésodermique, nous désignons d'ordinaire une couche qui, soit pendant la vie entière, soit tout au moins pendant les stades embryonnaires, est complètement séparée des deux autres feuillets blastodermiques. Il n'en est pas ainsi chez les types étudiés par M. le D[r] Heider, puisque, soit chez l'embryon, soit chez la larve, soit chez l'adulte, il n'existe tou-

(1) Contributions à l'histoire des Dicyémides. *Archives de Biologie*, 1882, p. 218.

(2) Heider. *Ein Beitrag zur Anat. der Actin.*, *Sagartia troglodytes* 1877.

(3) Idem. *Cerianthus membranaceus*, 1879.

(4) Idem. *Die Gattung Cladocora*. Sitz. der k. Akad. d. Wiss. Wien, 1881, Bd. LXXIX, LXXV, LXXXIV.

jours et seulement que deux feuillets séparés par la lamelle fondamentale. Ce serait sans doute avec plus de raison que l'on donnerait le nom de mésoderme à cette lamelle fondamentale qui, chez les Actinies et surtout chez les Cérianthes, atteint un si grand développement; chez ces derniers, elle est très épaisse, renferme souvent des éléments cellulaires (fig. 9, 16, 27, etc.), et comme elle est placée entre l'ectoderme et l'endoderme, on pourrait la considérer comme un mésoderme. Mais cette identification de la lamelle fondamentale avec un mésoderme conduit à des conséquences erronées; il n'existe rien chez les Cœlomates qui corresponde à la lamelle fondamentale, et si on nomme celle-ci mésoderme, cela tendrait à faire supposer qu'elle est homologue du mésoderme des Cœlomates, ce qui, bien loin d'être démontré, est contraire à tous les faits connus. Nous avons beaucoup de raisons pour croire que le mésoderme des Cœlomates est un produit immédiat de l'endoderme des Cœlentérés, et n'est ainsi nullement homologue de la lamelle fondamentale. C'est en cela que nous ne pouvons partager en aucune manière les idées de M. Heider sur le mésoderme des Actiniaires, non plus que celles discutées plus haut et relatives aux mêmes appareils des Cœlentérés. Le mode d'apparition de la lamelle fondamentale et de la portion profonde de l'ectoderme, chez les Alcyonaires, fournira d'intéressants documents à l'étude de la genèse du tissu conjonctif, mais il n'aura aucune autre signification.

Pour nous résumer en quelques mots, nous dirons que nous persistons à admettre que les Cœlentérés ne possèdent pas un mésoderme proprement dit homologue de celui des Cœlomates. Nous ne pouvons donc accepter dans toutes ses applications la théorie du mésenchyme des frères Hertwig. A nos yeux, les régions appelées « mésoderme » chez les Cœlentérés sont des différenciations histologiques auxquelles devaient nécessairement se prêter des êtres accomplissant toutes leurs fonctions de relation; mais ces différenciations d'ordre secondaire, produisant des tissus conjonctifs de diverses sortes, des muscles et des nerfs, ne sont qu'une complication, qu'une dépendance des deux feuillets primitifs, ectoderme et endoderme, et ne correspondent nullement, si l'on fait abstraction des fonctions physiologiques pour ne considérer que les phénomènes embryogéniques, à celles qui accompagnent l'évolution d'un véritable feuillet cellulaire mésodermique, élément embryonnaire spécial, qui n'a dû évidemment se constituer que progressivement aux dépens des feuillets préexistants, mais dont l'apparition a entraîné des façonnements organiques nouveaux.

# EXPLICATION DES PLANCHES.

## PLANCHE I.

Fig. 1. Portion basilaire d'une tige de *Posidonia Caulini*, portant une colonie de *Clavularia crassa.*

L'aquarelle est exécutée grandeur naturelle. La colonie est composée d'individus femelles, et divers zooïdes portent à leur sommet des amas d'œufs, apparaissant comme des taches d'un rouge plus intense que la teinte générale de la colonne.

Fig. 1 a. Groupe de trois zooïdes appartenant à la même colonie, sous un grossissement d'environ dix diamètres. Deux de ces zooïdes portent leurs œufs.

Fig. 1 b, 1 b. Spicules de la colonne du *Clavularia crassa*. Grossissement $^{155}/_{1}$. Formes choisies parmi les plus nombreuses.

Fig. 1 c, 1 c. Spicules de la région tentaculaire rétractile du *Clavularia crassa*. Gross. $^{155}/_{1}$.

Fig. 1 d, 1 d, 1 d. Spicules des téguments des parties stoloniques du *Clavularia crassa*. Grossissement $^{155}/_{1}$.

Fig. 2. Pierre couverte par une colonie de *Clavularia petricola*, grandeur naturelle.

Fig. 2 a. Quelques zooïdes de la même colonie, grossis environ deux fois.

Fig. 2 b. 2 b, Spicules de la colonne du *Clavularia petricola*. Comparer aux figures 1 b, pour reconnaître la constitution plus robuste des corpuscules du *Clavularia petricola*. Gross. $^{155}/_{1}$.

Fig. 2 c, 2 c. Spicules de la région tentaculaire rétractile du *Clavularia petricola*. Gross. $^{155}/_{1}$.

Fig. 2 d, 2 d, 2 d. Corpuscules des racines stoloniques du *Clavularia petricola*, moins forts que ceux des mêmes régions du *Clavularia crassa*. Gross. $^{155}/_{1}$.

## PLANCHE II.

*Figures* 1 *à* 11. *Embryogénie du* Clavularia crassa.

Fig. 1. Œuf du *Clavularia crassa* récemment pondu et présentant encore un rudiment de son follicule. Cet œuf est figuré sous un faible grossissement tel qu'il se trouve dans l'amas glaireux porté au sommet des zooïdes.

Fig. 2. Coupe d'un œuf semblable, après fécondation ; on ne voit ni vésicule germinative, ni aucun noyau, malgré l'action des réactifs les plus variés. La portion périphérique de cet œuf apparaît plus dense et pleine de fines granulations protoplasmiques, tandis que le centre est occupé par un vitellus nutritif dans lequel les vésicules graisseuses sont nombreuses et très visibles.

Fig. 3. Coupe d'un œuf fixé par l'acide chromique quelque temps après la fécondation, pour montrer les phénomènes préparatoires de la segmentation. Dessin à la chambre claire. Gross. = $^{170}/_{1}$.

On ne peut distinguer aucun noyau, ni une segmentation bien nette, mais les différences d'aspect, de densité, et de structure, des diverses portions de cet ovule, indiquent que son vitellus est le siège de mouvements qui pétrissent sa masse.

Fig. 4. Œuf vu par transparence au début de la segmentation, au moment où les premières balles se manifestent. Cinq h. 15' soir; dessin à la chambre claire. Gross. $^{100}/_{1}$.

Fig. 5. Le même œuf observé cinq minutes plus tard. La segmentation progresse très rapidement. Gross. $^{100}/_{1}$.

Fig. 6. Stade plus avancé. Les balles de segmentation sont plus nombreuses, mais elles sont toujours groupées au même pôle.

Fig. 7. Le même œuf représenté, figures 4 et 5, un quart d'heure après le début de la segmentation. Toute la masse semble extérieurement divisée. Gross. $^{100}/_{1}$.

Fig. 8. Coupe du même œuf un peu contracté par l'action des réactifs et de la paraffine. Gross. $^{170}/_{1}$. Les divisions de l'œuf ne pénètrent pas encore jusqu'au centre. La distinction entre une portion périphérique dense et une partie centrale plus fluide et plus grasse est parfaitement nette.

Fig. 9. Œuf dont la segmentation est plus avancée. Cet œuf est engagé dans la masse glaireuse portée par le zooïde femelle et il est entouré de deux ovules non segmentés et sans doute non fécondés, l'animal ayant pondu en captivité. Gross. $^{100}/_{1}$.

Fig. 10. Œuf arrivé à peu près au terme des premières phases de la segmentation.

Fig. 11. Coupe de cet ovule montrant les balles centrales chargées de globules nutritifs et la couche cellulaire périphérique

## *Développement du* Sympodium.

Fig. 12. Œuf de *Sympodium*, pris dans la cavité mésentérique (20 mai) et montrant un stade de la segmentation complète. Gross. $^{62}/_{1}$.

Fig. 12 a. Le même œuf vu sur la face opposée. Gross. $^{62}/_{1}$.

Fig. 12 b. Coupe de ce même œuf vu sous le même grossissement, mais contracté et rapetissé par l'action des réactifs et de la paraffine. On distingue quelques vagues contours de noyaux et d'amphiaster. Toutes les balles de segmentation convergent par leur petit bout vers le centre. Il n'y a pas de véritables cellules centrales, mais des coupes faites par le rasoir dans les bouts internes des cellules.

Fig. 12 c et fig. 12 d. Autres coupes du même œuf.

Fig. 13. Œuf chez lequel la segmentation est plus avancée.
Aspect extérieur. Gross. $^{62}/_{1}$.

Fig. 13 a. Coupe du même œuf. Gross. $^{75}/_{1}$. La partie centrale des cellules prismatiques de segmentation, occupée par un vitellus nutritif plein de globules graisseux, se sépare en une masse interne endodermique.

Fig. 14. Œuf à un stade encore plus avancé. Aspect extérieur. Gross. $^{62}/_{1}$.

Fig. 14 a. Coupe dans le même œuf, sous un plus fort gross. $^{158}/_{1}$. Le nombre des cellules augmente aussi bien dans la partie centrale endodermique que dans la partie périphérique ectodermique. Le contraste est très net entre le contenu finement granuleux et dense des cellules externes, et le contenu graisseux et globuleux des cellules centrales.

Fig. 15. Coupe dans un œuf d'un stade un peu plus avancé. Gross. $^{158}/_{1}$. Le nombre des cellules est plus considérable, mais les caractères des deux régions de l'œuf n'ont pas changé.

## PLANCHE III.

### Sympodium coralloïdes.

Fig. 16. Coupe dessinée à la chambre claire et se rapportant à la fin de la segmentation. Gross. $^{190}/_{1}$.

Les cellules périphériques commencent à se grouper en un feuillet ectodermique véritable. Les cellules sous-jacentes se multiplient et régularisent leurs contours, tandis que plus profondément les cellules pleines de vitellus nutritif sont frappées de dégénérescence graisseuse. Des vacuoles se sont creusées ; les noyaux sont maintenant très apparents malgré leur petitesse.

Fig. 17. Embryon chez lequel les deux couches blastodermiques sont bien constituées. Coupe faite sous un grossissement de $^{190}/_{1}$.

Les cellules ectodermiques se sont multipliées et régularisées. Celles de l'endoderme contrastent maintenant d'une manière frappante avec la partie centrale de l'œuf dont les éléments sont presque entièrement décomposés. Quelques cellules persistent, mais la dégénérescence graisseuse est très manifeste, et un grand nombre des noyaux se détruisent.

Fig. 17 a. Embryon à un stade un peu plus avancé et vu par transparence. Gross. $= {}^{62}/_{1}$.

La cavité de l'embryon est totalement emplie par le vitellus nutritif provenant de la dégénérescence des cellules endodermiques primitives groupées au centre.

Fig. 18. Embryon un peu plus âgé que le précédent et chez lequel une partie du vitellus nutritif a été déjà absorbée, de manière à laisser voir des vides à l'intérieur; des noyaux persistent dans ce vitellus nutritif. Gross. $= {}^{62}/_{1}$.

Fig. 19. Embryon ayant absorbé une plus grande quantité de son vitellus nutritif.

Fig. 20, Coupe longitudinale d'un embryon du même stade. Gross. $^{75}/_{1}$.

Dans la partie centrale on distingue, entre les amas de substance vitelline sans structure, des éléments cellulaires qui ont persisté jusqu'à ce moment et qui se sont mêmes groupés en lames épithéliales.

Fig. 21. Embryon provenant d'un œuf de petite taille et dont le vitellus de réserve n'est représenté que par un groupe de trois cellules endodermiques. Gross. $^{62}/_{1}$, par transparence.

Fig. 22. Larve de *Sympodium* ayant brisé les enveloppes, mais encore contenue dans la cavité mésentérique de la mère.

Cette larve est vue par transparence ; elle montre ses deux feuillets blastodermiques bien différenciés et sa cavité centrale dans laquelle le vitellus de réserve est amassé dans le petit bout. La flèche indique le sens de la progression.

Fig. 23. Larve plus avancée, après la ponte. Les globules vitellins sont animés d'un mouvement de translation indiquant le battement des cils de l'endoderme dont les cellules sont devenues moins apparentes.

Fig. 23 a. Portion d'une coupe transversale faite dans une larve au moment où elle va se fixer. Entre l'endoderme et l'ectoderme, la lamelle fondamentale est visible sous l'aspect d'une ligne foncée.

Fig. 24. Larve au moment où elle se fixe par le gros bout qui s'est déjà aplati.

Fig. 25. Larve fixée. Le corps se rétracte. Gross. $^{100}/_{1}$.

Fig. 26. Autre larve fixée dont la petite extrémité conserve une sorte de bouton signalé par M. de Lacaze-Duthiers chez le Corail.

Le fond du disque pédieux se soulève.

Fig. 27. Coupe d'une larve plus avancée dans ses transformations et dont le corps s'est aplati. Gross. $^{100}/_{1}$.

## PLANCHE IV.

### Sympodium coralloides.

Fig. 28. Coupe verticale et médiane d'une larve fixée, plus âgée que les précédentes. L'invagination œsophagienne se prépare. Le petit bout de la larve s'est aplati et il se montre maintenant comme une plaque ectodermique plus épaisse que dans les autres parties du corps et constituée par des cellules en voie de multiplication. Le mouvement d'invagination est déjà bien indiqué. Gross. $^{100}/_{1}$.

Fig. 28 a. Éléments histologiques de la larve fixée, tels qu'on peut les isoler par les moyens habituels de dissociation. Gross. $^{310}/_{1}$.

*a*, *a*, *a*, cellules endodermiques.

*a'*, cellules endodermiques engagées dans la substance conjonctive de la lamelle fondamentale, sécrétée par ces éléments.

*b*, cellule musculaire endodermique.

*c*, *c*, *c*, *c*, éléments de l'ectoderme.

Fig. 29. Larve fixée, vue par sa face supérieure et dessinée sous le microscope au gross. de $^{100}/_{1}$.

La dépression œsophagienne commence à s'accentuer, mais cette portion de l'animal conserve ici, au centre de l'invagination ectodermique, un petit bouton correspondant à l'extrémité amincie de la larve libre. Les cloisons se sont constituées d'une manière régulière.

Fig. 30. Coupe verticale, médiane, d'une larve dont l'œsophage est déjà assez nettement ébauché par une invagination rapide. Gross. $^{100}/_{1}$.

Fig. 31. Coupe verticale médiane d'une larve plus âgée.

L'œsophage est arrivé au terme de son refoulement, mais le fond n'est pas encore percé et ne communique, par conséquent, pas encore avec la cavité mésentérique. La coupe indique l'existence de cloisons en partie visibles dans la région basilaire. Le vitellus nutritif n'est pas encore totalement absorbé. Gross. $= ^{170}/_{1}$.

Fig. 32. Petit zooïde montrant les premiers rudiments des tentacules encore simples. Dans le fond de la bouche on distingue l'ouverture inférieure de l'œsophage déjà percé. Gross. $^{100}/_{1}$.

Fig. 32 a. Coupe transversale dans la région œsophagienne d'un zooïde arrivé à ce stade. Gross. $= ^{170}/_{1}$.

Les cloisons sont complètement constituées *(cl)*.

*œ*, œsophage.

*end*, endoderme.

Chez divers individus aussi âgés, le vitellus de réserve est encore très abondant au point de combler tout l'espace compris entre les cloisons.

Fig. 32 b. Coupe transversale dans la région basilaire d'un zooïde de même âge, pour montrer la structure de l'ectoderme *ec*.

Les cellules ectodermiques ont exsudé, en dehors de la lamelle fondamentale *mp*, une substance gélatineuse au milieu de laquelle émigrent de nombreux éléments détachés de la couche externe désagrégée. La lamelle fondamentale suit les plissements de l'endoderme et constitue une cloison. Gross. $^{310}/_{1}$.

FIG. 33. Coupe longitudinale dans la région basilaire d'un zooïde au même stade, traité par l'acide osmique seulement, afin de voir l'origine des spicules *sp*, dans les cellules émigrées de la couche superficielle de l'ectoderme et descendues dans la substance gélatineuse.

Ces spicules se montrent très réfringents à côté des noyaux des cellules qui les contiennent. Gross. $^{310}/_{1}$.

FIG. 34. Coupe longitudinale dans la partie basilaire d'un zooïde plus avancé, ayant déjà des tentacules pinnés. La portion externe de l'ectoderme tend à constituer une couche épithéliale à cellules plates, tandis que la substance gélatineuse, *c*, s'épaissit et s'encroûte de sclérites nombreux.

FIG. 35. Coupe verticale médiane dans un zooïde ayant atteint tout son développement. Les tentacules sont rétractés dans le corps *i*.

*ml*, muscles longitudinaux ectodermiques, dans un tentacule coupé transversalement et au sommet de la colonne.

*mt*, muscles circulaires profonds d'un tentacule.

*sp*, sclérites.

*T*, tentacule en coupe longitudinale avec ses muscles ectodermiques.

*mp*, lamelle fondamentale ou *membrana propria.*

*œ*, œsophage.

*end*, endoderme.

*cu*, cuticule du disque pédieux

*zn*, zone ectodermique d'accroissement.

## PLANCHE V.

SYMPODIUM *(larves tardives), et* CLAVULARIA PETRICOLA.

FIG. 36, 37, 38. Larves de *Sympodium* à fixation tardive demeurant vermiformes et organisant des cloisons. Diverses larves avec des cloisons plus ou moins nettes et régulières.

FIG. 39. Coupe transversale dans le petit bout de l'une de ces larves. L'ectoderme atteint une épaisseur considérable et offre une structure bien différente de celle des larves normales de *Sympodium.* L'endoderme également très épais se soulève en formant de nombreuses cloisons munies de muscles longitudinaux endodermiques. Gross. $= {}^{310}/_{1}$.

FIG. 40. Portion d'une coupe transversale faite dans le gros bout de la même larve à fixation tardive, dessinée sous un plus fort gross. $^{510}/_{1}$.

FIG. 41. *Clavularia petricola.* Larve vermiforme au moment de sa sortie de la cavité gastrique de la mère. Elle est remarquable par sa forme allongée et grêle, et par les sortes de tractus longitudinaux que l'on aperçoit par transparence dans sa région moyenne.

FIG. 41 A. Portion d'une coupe transversale de cette larve, dans le gros bout. Gross. $^{510}/_{1}$.

Ectoderme très épais et d'une différenciation histologique très complexe. De nombreux nématocystes sont déjà formés dans une zone externe, granuleuse. L'endoderme est d'une structure moins avancée et se trouve encore en relation avec les cellules centrales du vitellus nutritif.

FIG. 41 B. Coupe transversale de la même larve, exécutée dans la région moyenne du corps et sous le gross. de $^{510}/_{1}$.

Les cellules endodermiques sont groupées le long des tractus gélatineux de nature conjonctive et constituant autant de cloisons imparfaites. Les globules de vitellus nutritif sont visibles au centre de la coupe. Les téguments ectodermiques sont plus minces que dans le bout antérieur, mais ils possèdent la même structure caractérisée par une différenciation des éléments cellulaires en nematocystes, en cellules épithélio-nerveuses et épithélio-musculaires.

FIG. 41 C. Coupe verticale et médiane dans le gros bout de la larve de *Clavularia petricola*. La structure de l'ectoderme est très nette en dehors de la lamelle fondamentale. Gross. $= {}^{310}/_{1}$.

FIG. 42. Larve en voie de transformation, c'est-à-dire au moment de sa fixation. La petite extrémité tend à se rétracter et à s'invaginer. De nombreuses cloisons mésentériques primitives s'ébauchent.

FIG. 43. Autre larve, arrivée au même stade et dessinée par sa face supérieure. Le petit bout persiste encore. Les cloisons primitives irrégulières sont très nombreuses.

FIG. 44. Larve à un stade plus avancé. Le refoulement œsophagien s'est effectué ; les cloisons primitives se sont régularisées. Les huit cloisons définitives ont atteint le tube œsophagien, et les autres *septa* demeurent comme de simples replis de la lamelle fondamentale assistée d'un revêtement de muscles longitudinaux.

FIG. 45. Coupe transversale faite dans la portion basilaire et stolonique d'un *Clavularia petricola* adulte. Gross. $= {}^{510}/_{1}$.

L'ectoderme comprend : 1° une couche épithéliale externe constituée par une mince assise de cellules dont la sécrétion a formé une cuticule épaisse et dense ;

2° Une masse profonde gélatineuse (pseudo-mésoderme) encroûtée en ce point de sclérites épais, contenant plus haut des cellules conjonctives et des éléments épithélio-nerveux et épithélio-musculaires ;

3° Une couche mince de muscles transverses située en dehors de la lamelle fondamentale.

L'endoderme est constitué dans cette région par des cellules volumineuses dont les contours sont très nets.

*Marseille, mars* 1883.



# EMBRYOGÉNIE

DU

# CHITON POLII (PHILIPPI)

ANNALES
DU MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE DE MARSEILLE. — ZOOLOGIE
Tome Ier

MÉMOIRE N° 5

# EMBRYOGÉNIE
DU
# CHITON POLII (PHILIPPI)

AVEC QUELQUES REMARQUES
SUR LE DÉVELOPPEMENT DES AUTRES CHITONS

PAR
M. A. KOWALEVSKY
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ D'ODESSA.



MARSEILLE
TYPOGRAPHIE ET LITHOGRAPHIE CAYER ET Cie
Rue Saint-Ferréol, 57.

1883

# EMBRYOGÉNIE

DU

# CHITON POLII (PHILIPPI)

AVEC QUELQUES REMARQUES

SUR LE DÉVELOPPEMENT DES AUTRES CHITONS.



Depuis quelques années, j'étudie le développement des Chitons; mais les grandes difficultés que présente l'observation de leurs œufs m'ont souvent entraîné à des interprétations inexactes. Ces œufs sont absolument opaques, et ne laissent presque rien voir par transparence; du reste, ils sont entourés par un chorion d'une structure très complexe, de telle sorte qu'il faut, pour voir la segmentation, enlever cette enveloppe protectrice. Cette opération délicate m'a le mieux réussi en traitant les œufs par l'acide chromique (solution dans l'eau de mer, de 1/2 à 1 %). Mes recherches ont porté sur plusieurs types : je me suis adressé d'abord au *Chiton olivaceus*, dont les œufs ont une enveloppe chorionnaire tout-à-fait opaque. J'ai trouvé ensuite chez le *Chiton Polii* plus de facilité, le chorion étant plus transparent; malheureusement les œufs sont beaucoup plus petits. Je vais décrire le développement de cette dernière espèce d'après deux formes, l'une de Marseille, l'autre de Sébastopol. Les premiers stades ont été observés sur le *Chiton Polii* de Marseille; les phases plus avancées se rapportent à celui de Sébastopol. Les œufs de cette dernière variété sont beaucoup plus grands, et par cela même, plus commodes pour l'étude. Tous ces ovules étaient traités par les acides chromique, acétique et osmique, lavés ensuite, d'abord dans l'alcool à 70°, puis dans l'alcool absolu. On les colorait par le carmin de Grenacher; ils étaient ensuite éclaircis par la créosote ou l'essence de girofle; leur examen était fait par trans-

parence ou sur des coupes. Dans ce dernier cas, je me suis toujours servi de la paraffine comme matière à inclusion.

La détermination des espèces correspond à la nomenclature du Marchese di Monterosato, telle qu'elle est donnée dans ses *Enumerazione e Sinonimia delle Conchiglie mediterranee, parte seconda*, Chitonidi; *Palermo*, 1879.

Le *Chiton Polii*, Philippi (*Chiton cinereus*, Poli, non Linné), existe à Marseille, à la passe du port, sous le fort Saint-Jean, où il se loge dans de petits trous de rochers, tout-à-fait à fleur d'eau. Vers le milieu de mai, on trouve déjà des femelles portant des œufs dans la chambre branchiale. Si on garde ces Chitons en captivité, on voit bientôt, dès les premiers jours, les femelles pondre abondamment et les mâles rejeter leur semence. Mais les ovules ne se développent régulièrement que s'ils restent sous la mère, fixés dans la cavité branchiale ; si l'on touche l'animal qui les porte, il se débarrasse de toute sa ponte, et dans ce cas, tous les produits sont perdus ou se développent monstrueusement. Cette particularité crée des difficultés sérieuses, et oblige à sacrifier beaucoup d'individus. Les *Chiton Polii* de Sébastopol ressemblent complètement à ceux de Marseille; ils sont seulement plus petits, et se trouvent sous les pierres, et non point à fleur d'eau, dans de petites cavités, comme à Marseille; peut-être pourrait-on les regarder comme formant une autre espèce, je penche toutefois à ne voir en eux qu'une simple variété. Ils présentent dans leur ponte les mêmes particularités que je viens de signaler à propos des individus de Marseille.

J'ai examiné aussi l'embryogénie du *Chiton olivaceus*, Spengler (*Chiton siculus*, Gray); le développement de cette espèce ressemble beaucoup à celui du *Chiton Polii*, avec cette différence que les jeunes, à leur sortie de l'œuf, possèdent déjà huit plaques coquillères, tandis qu'il n'en existe que sept, à ce stade, chez les *Chiton Polii*. L'*Acantochites discrepans*, Brown, m'a fourni également des matériaux d'étude, mais moins complets. Le jeune, après la transformation de la larve, possède la coquille dorsale. Je ne puis dire cependant le nombre des valves; j'ai pensé qu'il en possédait, huit comme le *Chiton olivaceus;* toutefois, après en avoir trouvé sept chez le *Chiton Polii*, j'ai été pris de quelques doutes, et n'ai plus eu depuis l'occasion d'observer de jeunes *Acanthochites*.

La plupart de ces recherches ont été faites au laboratoire de Zoologie marine, à la Faculté des Sciences de Marseille; je suis très reconnaissant envers mon ami le professeur A.-F. Marion, qui a mis à ma disposition tous les moyens d'étude dont dispose son laboratoire, ainsi que son concours personnel. Je suis aussi l'obligé de mademoiselle Sophia Perejaslavtzef, docteur en zoologie, qui m'a aidé à me procurer les œufs des *Chiton Polii* de Sébastopol.

Les œufs des Chitons possèdent une enveloppe chitineuse d'une structure très compliquée, qui semble très caractéristique dans chaque genre et peut-être pour chaque espèce. On peut distinguer deux parties dans cette enveloppe : l'œuf est d'abord entouré par une couche de petits hexagones, ayant la forme de cellules épithéliales (voyez fig. 2 et 3, *h*). Si l'on examine cette enveloppe par la face appliquée sur l'œuf, on ne voit que les hexagones comme une mosaïque unie ; si, au contraire, on observe l'œuf de l'extérieur, on voit que ces hexagones donnent des prolongements plus ou moins longs et de formes différentes. Leur consistance elle-même varie ; ils sont quelquefois assez mous, élastiques, et presque gélatineux ; d'autres fois ils sont coriaces et cassants. Leur structure est tout-à-fait semblable chez les *Chiton Polii* de Marseille et chez ceux de Sébastopol. Au-dessus de l'enveloppe formée par les hexagones (fig. 1, *h*), se dresse sur chaque dalle un prisme hexagonal *(p r)* à pointe obtuse ; dans la portion supérieure de ce prisme, on distingue des stries transversales. De même que les plaques hexagonales qui les portent, ces prismes sont mous et pour ainsi dire gélatineux.

Les œufs des *Chiton Polii* ne sont pas rejetés par la femelle et abandonnés dans la mer ; ils se groupent au moyen des prolongements prismatiques de l'enveloppe, qui s'entrecroisent, et forment ainsi des pelotons qui sont portés dans la cavité branchiale, exactement entre la branchie et le bord dorsal du corps. Ils adhèrent d'autant plus les uns aux autres qu'ils ont séjourné plus longtemps dans la cavité branchiale ; ce qui résulte, sans doute, de ce fait, que les prolongements prismatiques se sont plus exactement engrenés. Nous avons vu quelquefois les *Chiton Polii*, soit à Marseille, soit à Sébastopol, rejeter simplement les œufs sans les garder dans la cavité branchiale ; cela m'a paru anormal, car nous le constations toujours lorsque l'eau était déjà un peu altérée, et quand les animaux étaient troublés dans leur ponte.

Les œufs des *Acanthochites* montrent une structure chorionnaire analogue, avec cette différence toutefois que les prolongements sont beaucoup plus nombreux. On pourrait dire approximativement qu'il en existe sur eux dix fois plus, tandis que, d'autre part, malgré la petitesse des ovules des animaux de ce genre, les saillies chorionnaires sont deux fois plus longues que chez les *Chiton Polii*, de telle sorte que l'œuf semble couvert d'un duvet. D'ailleurs, ces prolongements sont coniques et non pas prismatiques. Les *Acanthochites*, comme les autres Chitons que j'ai pu examiner, sauf le *Chiton Polii*, rejettent directement leurs œufs dans l'eau, sans prendre soin de leur destinée.

Chez les *Chiton olivaceus*, Spengler (*Ch. siculus*, Gray), les petits hexagones du chorion portent de courts prolongements que l'on voit dessinés de profil sur la figure 3'. Ils sont étroits à la base, et s'étalent ensuite en forme de corolle composée de six feuilles bilobées. Sur la figure 3, ces organes sont présentés de

face ; on reconnaît ici un petit bouton central, *c*, établi sur une base un peu plus large, et autour de lui, les six feuilles bilobées. Les prolongements ont une consistance très coriace; si l'on presse l'ovule, ou si l'on fait agir sur eux quelques réactifs, on réussit à les isoler, mais on ne peut ni les plier, ni les déchirer.

Les enveloppes chorionnaires des *Chiton lævis*, var. *Doriæ*, Capellini, possèdent des saillies très longues (fig. 2) bifurquées à leur sommet; ce chorion est très dur, et offre une couleur jaunâtre, comme si l'on avait affaire à une couche chitineuse.

Ces formations ont déjà été mentionnées par *Ihering* (1), et plus tard par M. le docteur *Bela Haller* (2), dans son excellente monographie. Elles sont également figurées dans le travail de Loven (3), qui demeure encore la seule étude que nous possédions sur le développement des Chitons. Les figures que nous donne Loven montrent que les enveloppes chorionnaires du Chiton qu'il a étudié (*Ch. cinereus*, Forbes et Hanley), possèdent encore une autre structure.

## I

## SEGMENTATION ET INVAGINATION

La segmentation, chez les Chitons, se passe d'une manière régulière ; chez toutes les espèces que j'ai eu l'occasion d'étudier, les deux premières sphères de segmentation et les quatre autres qui leur succèdent sont égales entre elles. Ces dernières se divisent chacune en deux ; il s'en produit ainsi huit superposées les unes aux autres. Les quatre premières sphères de segmentation constituent une couche inférieure, les quatre autres forment une assise supérieure. Ces huit sphères ne sont pas en réalité tout à fait égales ; on constate toujours des différences dans leurs dimensions. Les quatre supérieures sont un peu plus petites que les inférieures ; ces différences sont elles-mêmes variables dans les œufs de la même espèce. Les œufs du *Chiton Polii* de Marseille (fig. 6 et 7) nous ont montré huit sphères à peu près égales, et d'autres fois, les différences signalées étaient très appréciables. Par contre, chez les *Chiton Polii* de Sébastopol (fig. 4), les sphères supérieures étaient au moins d'un tiers plus petites que les inférieures.

---

(1) Ihering. *Beitrage zur Kentniss der Anatomie von Chiton*. Morphol. Jahrb. Bd. IV.

(2) Docteur Bela Haller. *Die Organisation der Chitonen der Adria*. Wienn, 1882.

(3) S. Loven. *Uèber die Entwicklung von Chiton*. Arch. für Naturg. 1856, page 206, planche 9, fig. 1 et 2.

C'est ainsi que chez les œufs segmentés du *Chiton Polii* de Sébastopol, ce rapport est de 21 à 15. Les sphères inférieures ont une longueur correspondant à 21 divisions du micromètre oculaire, tandis que les supérieures atteignent à peine un diamètre de 15 divisions.

Dans la partie centrale correspondant au point de réunion des quatre sphères supérieures, j'ai rencontré souvent une petite vésicule que je crois être le globule de direction ou globule polaire de Robin (fig. 6, gd). C'est en me basant sur la place de ce corpuscule polaire, que je considère les petites sphères comme supérieures ; car, ainsi que plusieurs auteurs l'ont démontré, ces corpuscules polaires se trouvent toujours au pôle animal ou neural de l'embryon. En ce qui concerne la position de ces sphères relativement les unes aux autres, nous devons insister sur ce point qu'elles ne sont jamais exactement superposées. Ainsi que nous le montrent les figures 5 et 7, les petites sphères supérieures occupent, par leur base, les intervalles des grandes. Aussi, si nous examinons, par en haut, un œuf à ce stade (fig. 4), les grandes sphères *a*, *a'*, *a''*, *a'''*, forment la base ; et les sphères *b*, *b'*, *b''*, *b'''*, constituent la partie supérieure. Dans l'espace compris entre les sphères *a*, et *a'*, s'enfonce la base de la petite sphère *b* ; dans l'espace compris entre *a'*, et *a''*, s'enfonce la base de *b'* ; et ainsi de suite. Cette disposition est encore mieux appréciable sur la fig. 5.

Il y a toutefois, dans cette disposition, comme dans les dimensions relatives des sphères, place à quelques irrégularités. Ainsi quelquefois, les petites sphères ou petites balles de segmentation sont placées exactement audessus des grandes, c'est-à-dire que la sphère *b* de notre figure 4 est exactement superposée à la sphère *a*, *b'* sur *a'*, et ainsi de suite. Entre cet état et celui d'alternance, il y a toutes sortes d'intermédiaires, de manière que les quatre petites balles semblent avoir suivi un mouvement de rotation vers la gauche ou vers la droite. Je ne puis dire le sens de ce mouvement, car j'ignore de quelle sphère basilaire procède la petite sphère supérieure.

Notre figure 6 (pl. I) montre bien la grandeur relative et la place des huit sphères chez le *Chiton Polii* de Marseille. En examinant ce même œuf de profil (fig. 7), nous voyons que la portion supérieure des sphères basilaires se soulève vers les petites sphères ; cette disposition correspond à la formation des nouvelles balles de segmentation. Nous reconnaissons en effet que, au sommet de la grande sphère *a*, se forme un petit soulèvement *c*, dans l'intérieur duquel on distingue un petit noyau hyalin. A côté, et à la même hauteur, on voit bien une petite cellule *c'*, déjà bien constituée, et qui provient de *a'*. Ainsi donc, entre les deux séries primitives de sphères de segmentation *a*, *a'*, *a''*, *a'''*, *b*, *b'*, *b''*, *b'''*, vient s'en ranger une troisième, formée de cellules plus petites encore que les secondes, et qui procèdent comme elles des sphères basilaires. Comme il existe quatre sphères

basilaires, il doit se former trois cellules de troisième ordre, et, à ce stade, l'œuf doit posséder douze balles. Ce stade est fugace; je n'ai eu l'occasion de l'observer qu'une seule fois, quoique l'ayant souvent recherché. Par contre, le stade consécutif, avec seize cellules, se manifeste fréquemment. J'ai consacré plusieurs figures à la représentation de ce stade de seize cellules, de manière à le montrer par sa face basilaire, par son sommet, et aussi de profil; ce qui permettra de bien juger de la disposition des sphères et de leur grandeur relative. La fig. 8 se rapporte à la face inférieure ; nous distinguons les quatre grandes sphères *a*, et entre elles, dans les coins extérieurs, les petites cellules *c*, *c'*, *c''*, *c'''*. Si, retournant l'œuf, nous l'observons d'en haut (fig. 9), nous voyons que le sommet de la figure est occupé par les cellules *b*, *b'*, *b''*, *b'''* : en abaissant le foyer de l'objectif, on aperçoit les sphères *a*, *a'*, *a''*, *a'''* ; et, entre ces deux assises, les cellules *c*, *e*, - *c'*, *e'*, - *c''*, *e''*, - *c'''*, *e'''*. Nous avons déjà vu, à l'aide du stade de douze cellules, d'où proviennent les sphères *c* ; elles ont incontestablement leur origine dans les sphères basilaires *a*, mais nous ne savons rien encore de l'origine des cellules appartenant à la série *e*, et nous sommes réduits à des conjectures.

D'après les procédés ordinaires de la segmentation régulière, l'œuf, après s'être divisé en huit sphères, se segmente en seize, par la partition de chacune d'elles. Nous avons exactement reconnu, pour l'œuf de nos Chitons, que le stade douze s'est réalisé par la division des cellules inférieures, qui ont proliféré les premières. D'où peuvent provenir les sphères de la série *e* ? Elles pourraient avoir leur origine dans les cellules *b*, ou bien les cellules *c* elles-mêmes peuvent s'être divisées pour réaliser le stade seize. Cette dernière hypothèse me semble peu vraisemblable, et je suis porté à admettre que ces petites cellules *e* proviennent des sphères supérieures *b*, en me basant, comme je le disais plus haut, sur la marche ordinaire de la segmentation régulière. La figure 10 représente ce même stade seize, vu de profil, avec les grandes sphères basilaires *a*, les sphères supérieures *b*, et la double série intermédiaire *c*, *e*.

Je n'ai point trouvé les stades suivant immédiatement celui à seize cellules; j'ai rencontré cependant le stade vingt-deux, et je le figure (fig. 11, 12, 13) sur ses différentes faces. La disposition générale est la même que pour le stade seize; toutefois, en regardant l'œuf par en haut (fig. 12), nous voyons un groupe de cellules, *g*, superposées aux cellules de la série *b*; elles ne peuvent incontestablement provenir que de ces cellules. Je suppose qu'il en existait quatre primitivement, et que deux d'entre elles se sont ensuite subdivisées. Sur la fig. 13, montrant ce stade de profil, figure que l'on peut comparer à celle du stade seize (fig. 10), on voit que le stade plus avancé ne diffère que par la présence des cellules *g*, qui maintenant constituent la partie supérieure de l'œuf. Nous pouvons également en retournant l'œuf, comparer la fig. 11 à la fig. 8, représentant la base aux deux

stades; nous reconnaissons alors qu'entre les grandes cellules *a*, on ne trouve plus seulement la cellule *c*, mais deux cellules appartenant l'une à la série *c*, l'autre à la série *e*.

Je n'ai pu trouver les stades immédiatement consécutifs à celui que je viens de décrire, mais l'omission n'est pas très grande, puisque les œufs qui, dans l'état de mes observations, étaient parvenus à un degré directement postérieur à celui examiné plus haut, présentaient encore le même groupement de cellules; seulement le nombre des cellules de toutes les séries est plus considérable. En regardant l'œuf par sa face inférieure (fig. 14), les cellules *a*, *a'*, *a''*, *a'''* paraissent bien éloignées les unes des autres; entre elles sont placées huit cellules dont quatre, *h*, sont disposées en croix, et les quatre autres, *h'*, intercalées entre les branches de cette croix, entre les cellules *h*. Les mêmes raisons que nous avons mentionnées pour l'origine des cellules *gg* (fig. 12 et 13) tendent à faire admettre comme plausibles que les cellules *h*, *h'*, dérivent des cellules *a*, *a'*. Les cellules *h*, *h'* sont entourées par les cellules *a*, *a'*, il est donc naturel de supposer qu'elles en proviennent; mais il faut tenir compte cependant des cellules *c*, qui pourraient jouer un certain rôle, d'autant plus que la structure de l'œuf est plus complexe que pour le stade de vingt-deux cellules. Il est cependant probable que les cellules *h* dérivent des cellules *a*, d'autant mieux que celles-ci sont plus petites que dans les stades antérieurs; cette diminution est probablement causée par la segmentation qui a produit les cellules *h*.

L'œuf vu par la face supérieure est représenté dans la fig. 15. Le centre est occupé par huit cellules qui correspondent, sans doute, aux cellules *g* de la figure 13, et l'extérieur par les grandes cellules *b*; entre celles-ci, et également vers l'extérieur, sont situées des cellules groupées par trois ou quatre de chaque côté. Ces cellules, *e*, *e*, *c*, correspondent aux cellules *c*, *e*, des figures 10 et 13, multipliées seulement et réparties par quatre à chaque extrémité (fig. 15'). Ces segmentations portent à 36 le nombre des cellules qui constituent ce stade.

C'est là le dernier stade de la segmentation que j'aie pu suivre; plus tard, le nombre des cellules devient trop grand, leurs contours se confondent, et l'on ne peut plus alors saisir nettement leurs relations.

Si l'on compare cette segmentation avec celles constatées dernièrement sur les œufs d'autres Mollusques, on remarque, dans la marche générale des processus, une grande ressemblance avec celle des œufs de *Planorbis marginatus*, d'après la description de C. Rabl (1). Le stade à huit cellules représenté par ce dernier auteur dans la figure 10 B de la planche XXXII, correspond à celui représenté

(1) C. Rabl. *Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke.* Morphologisches Jarbuch, Bd. V, p. 567.

par nos figures 4 et 6, avec cette différence cependant que les sphères de segmentation sont plus dissemblables de taille chez les Planorbes que chez les Chitons. Le mode de formation des cellules $c^4$ aux dépens des grosses sphères inférieures, représenté dans notre figure 7, existe chez les *Planorbis marginatus*, et aussi, d'après M. E. Blochmann (1), chez les *Neritina fluviatilis;* il en serait de même chez les Planaires, d'après le professeur E. Selenka (2). Ces deux derniers auteurs admettent que ces cellules sont mésodermiques; je n'ai pas constaté cela chez les Chitons, et je crois qu'elles sont purement ectodermiques.

Le stade de seize cellules, que nous avons trouvé chez les Chitons après le stade de 12 cellules représenté par notre figure 7, n'existe pas chez les Planorbes; car toutes les cellules de l'œuf se divisent chacune en deux, et l'on passe immédiatement du stade douze au stade vingt-quatre. De même, ce stade de seize cellules, si constant chez les Chitons, n'a point de correspondants chez les Néritines et les Planaires. Cependant, les états représentés par nos figures 14, 15 et 16, auraient une certaine ressemblance avec ceux décrits par Selenka, chez les Thyzanozoon, où, parmi les grandes cellules inférieures, en apparaissent quatre autres plus petites qu'il nomme « Ur-Entodermzellen » (pl. IV, fig. 9 et pl. IX, fig. 53).

Pour voir les premiers degrés de l'invagination gastrulaire, j'ai cherché à faire des coupes sur des œufs aux stades les moins avancés; mais il y avait à cela une difficulté, car on ne pouvait déterminer la direction des coupes. J'ai cependant réussi quelquefois, et la figure 16 représente une coupe du plus jeune stade que j'aie pu manier; cette coupe correspond au degré de segmentation dessiné dans la figure 13. Les mêmes cellules y sont répétées de la même manière, et je les ai indiquées par les mêmes lettres; seulement il existe en surplus, dans la coupe représentée par la figure 16, trois cellules, *d* et *d* ', qui sont probablement le résultat de la division des cellules *a* et *a'*; quant à la cellule *x*, elle pourrait bien constituer une extrémité de la même série. Le stade que je viens de décrire ne montre encore qu'un simple aplatissement des cellules inférieures; plus tard, l'invagination est plus clairement accentuée.

Les figures 17 et 18 montrent, la première un œuf vu par en bas, et la seconde un œuf vu par en haut. On voit, dans la figure 17, que le milieu de l'œuf est en partie invaginé, et que l'enfoncement est plus prononcé en avant qu'en arrière; en outre, dans la partie postérieure, sont placées quatre cellules plus grandes et

---

(1) Blochmann. *Ueber die Entwicklung der Neritina fluviatilis,* p. 156, fig. 44 et 45. Zeitsch. für wiss. Zool. 36, 1881.

(2) E. Selenka. *Zur Entwickelungsgeschichte der Seeplanarien.*, p. 17, pl. VIII, fig. 45.

plus saillantes que les autres. En examinant l'œuf par en haut (fig. 18), on remarque que la série des huit grandes cellules *bb* entoure un groupe de cellules *gg* plus petites.

Ce stade est assez clair à suivre, mais on ne peut dire qu'il soit constant; ainsi j'ai souvent remarqué que, pendant l'invagination, les cellules de la face dorsale sont tout-à-fait semblables, ou que, tout au moins, on ne peut distinguer parmi elles de grandes et de petites cellules. La figure 19 représente la coupe du stade de la figure 18; cette coupe est très instructive, elle montre les relations des cellules lorsque l'invagination est déjà bien prononcée, et l'on peut ainsi suivre le développement de toutes les cellules embryonnaires, jusqu'aux premiers stades de la segmentation; dans toutes ces figures (fig. 13 et suiv.), j'ai indiqué les mêmes cellules par les mêmes lettres. J'ai également eu l'occasion d'observer plusieurs stades où les cellules *b* étaient disposées sur deux rangées, au lieu de l'être sur une seule comme dans la figure 18. — Les figures 20, 21, 22, représentent des coupes d'un stade semblable à celui dessiné dans les figures 17-18, avec cette différence seulement, que les cellules dorsales sont uniformes. La figure 20 montre une coupe de la région antérieure de l'œuf; l'invagination est à peu près formée, et sept cellules constituent l'endoderme. Sur une coupe encore plus antérieure, les cellules endodermiques sont réunies inférieurement et la cavité centrale paraît fermée. Sur une coupe de la région moyenne de l'embryon, l'invagination est moins profonde et son ouverture externe plus large (fig. 21); dans la région postérieure (fig. 22), l'invagination est seulement constituée par un petit sillon limité par quatre cellules.

Ces trois coupes démontrent d'une manière définitive que l'invagination endodermique n'est pas tout-à-fait circulaire; au contraire, il se produit une sorte de sillon médian d'enfoncement, dont la partie antérieure s'invagine et se referme plus vite en avant qu'en arrière. Les cellules qui s'enfoncent sont les plus grosses de toutes celles qui constituent l'œuf, et, en outre, celles de la partie postérieure du sillon (fig. 22) sont plus volumineuses que les autres.

Cette forme irrégulière de la gastrula se modifie à mesure que le sillon endodermique se referme, et l'embryon devient tout-à-fait symétrique, régulier, tel qu'il est représenté entier par la figure 23 et coupé par la figure 24. Cet aspect de la gastrula a été souvent observé, aussi bien sur des œufs traités par l'acide acétique, que sur des œufs conservés et non éclaircis; j'ai fait beaucoup de coupes de cet état. Sur les coupes transversales, antérieures et postérieures, on trouve partout les deux feuillets cellulaires tels qu'ils sont dessinés dans les figures 35, 36, 42, etc., aussi n'ai-je pas cru nécessaire de les représenter à nouveau. Les coupes longitudinales sont, en général, semblables à celles de la figure 24, car leurs seules différences portent sur leur plus ou moins de longueur, suivant

qu'elles ont passé par l'axe médian ou par les côtés de l'embryon. Toutes ces coupes, longitudinales et transversales, montrent avec la plus grande évidence que la gastrula est seulement constituée de deux feuillets, et qu'elle ne possède pas encore de cellules mésodermiques semblables à celles que l'on trouve si souvent chez les gastrula des Mollusques, chez celle des Planorbes, par exemple, si bien décrite dans la belle étude de Rabl (1). Cette différence entre la gastrula des Chitons et celle des Planorbes correspond à celle qui existe entre les œufs de ces deux genres de Mollusques. Tandis que les œufs de Planorbes contiennent une quantité considérable de vitellus nutritif, ceux des Chitons en renferment beaucoup moins; il y a déjà dès le stade huit, chez les Planorbes, une grande différence entre les sphères de segmentation; les sphères supérieures diffèrent notablement des inférieures, et cette dissemblance est encore davantage accentuée lorsqu'il apparaît huit petites sphères supérieures, alors que les inférieures, remplies de vitellus nutritif, persistent au nombre de quatre.

Chez les Chitons, comme nous l'avons déjà dit plus haut, les huit premières sphères sont à peu près semblables, mais la principale différence porte sur le mésoderme qui, à des stades correspondants, existe déjà depuis longtemps chez les Planorbes et les Néritines, tandis qu'il n'est pas encore formé chez les Chitons. La comparaison de cette gastrula avec celle des Planorbes et des Planaires présente donc quelques difficultés.

Le stade représenté entier par la figure 18 et coupé dans la figure 19 me donne l'occasion de dire quelques mots des grandes cellules *bb* ; dans le cas où elles sont disposées sur deux rangées, elles rappellent les cellules du voile, qui apparaît beaucoup avant la complète formation de la gastrula. Si ma supposition, que les cellules *bb* forment le voile, est juste, et elle me paraît bien vraisemblable, on pourrait alors suivre, depuis les premiers processus de la segmentation, l'apparition et le développement des différentes régions de la gastrula. Les cellules *b* des figures 5 9, et 12, donnent naissance aux cellules *gg* des figures 12 et suivantes. Ces cellules *gg* se multiplient, et produisent une région ectodermique entourée des cellules *bb* qui constitueront le voile ; ce sera là la tête de la larve, la partie antérieure de l'embryon séparée de la partie postérieure par le voile. Les cellules *c*, *e*, dont nous avons signalé la première apparition dans les stades représentés par les figures 7, 8, etc., formeront l'ectoderme des parties latérales du corps situées en arrière du voile, et enfin les cellules *a*, *a*, avec les cellules *h*, *h*, qui en dérivent, produiront l'endoderme et le mésoderme. Je comprends fort bien que de nouvelles observations sont encore nécessaires sur ce sujet, observations faites sur des œufs plus commodes pour l'étude à l'état frais ; mais je crois cependant

(1) Carl Rabl. *Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke*, p. 585 et suiv., pl. XXXVIII.

utile de mentionner ces considérations, d'autant plus qu'une pareille apparition précoce des cellules du voile a été déjà indiquée par Blochmann dans son excellent travail sur la Néritine. Chez la Néritine, les jeunes cellules du voile ont un aspect particulier qui permet de les reconnaître depuis leur apparition ; cet aspect est dû à la présence de corpuscules clairs, les « hellen körnchen » de Blochmann (1). Il me paraît cependant que cet auteur ne fait pas dériver ces cellules des quatre premières sphères blastodermiques, contrairement à ce qu'il en est chez le Chiton ; je ne veux pas à ce propos discuter la justesse des observations de M. Blochmann, d'autant plus que les miennes sont si imparfaites sur ce point ; je tiens seulement à constater la différence.

## II

## FORMATION DE L'ŒSOPHAGE ET DU MÉSODERME

Le premier changement que j'ai observé chez les gastrula a été, d'un côté, leur allongement général, et d'un autre, l'épaississement du pourtour du blastopore ; la figure 25 représente une coupe longitudinale d'un pareil stade. La grande cellule endodermique *m*, dont le nucléus se prépare à une division, est ici plus particulièrement intéressante ; la cellule suivante *m'* paraît se détacher de la couche endodermique pour pénétrer entre celle-ci et l'ectoderme, mais cependant son extrémité placée entre les cellules *m* et *e* atteint encore la cavité gastrique. Les autres cellules forment une couche régulière. Les cellules *a* et *a'* sont ectodermiques, et diffèrent jusqu'à un certain point des cellules endodermiques, en ce que le contenu de celles-ci est un peu plus granuleux ; quant aux cellules *a''*, je ne puis dire avec assurance si elles sont endodermiques ou ectodermiques. Parmi ces dernières, on peut distinguer encore les deux cellules droite et gauche *v*, qu'on reconnaît aisément à la grosseur de leur nucléus ; nous les avons déjà vues, sur la coupe représentée par la figure 24, ayant encore conservé, mais d'un côté seulement de la larve, leurs cils vibratiles ; ce sont les cellules qui forment le voile des larves de Chiton.

Tandis que la figure 25 représente une coupe longitudinale médiane de la larve, la figure 26 montre une coupe longitudinale latérale ; le blastopore n'est alors plus visible, mais il ne doit pas être trop éloigné de l'endroit par lequel la coupe a passé, car les cellules endodermiques inférieures ne sont pas complètement réunies. Comme les coupes des figures 25 et 26 ont été faites

---

(1) *Loc. cit.*, p. 157, fig. 44 à 54.

dans les mêmes directions, la cellule *m'* de l'une correspond à la cellule *m'* de l'autre, et de plus, en comparant leur position dans les deux figures, il me semble qu'elles ne constituent qu'une seule et même cellule qui serait déjà une cellule mésodermique; car les deux coupes représentées ont été successives et détachées de la même larve ; c'est sans doute à cause de cela que la cellule *m* de la figure 26 ne possède pas de nucléus. Si mes suppositions sont justes, la cellule *m'* ne serait pas encore complètement dépourvue de relations avec la cavité gastrulaire.

J'ai encore effectué, sur l'embryon parvenu à ce stade, quelques coupes longitudinales et horizontales (frontales) ; une de ces coupes est reproduite dans la figure 27. Cette coupe est intéressante en ce sens qu'elle montre les grandes cellules *m m* limitant une extrémité de la couche endodermique ; sur le côté droit, il existe encore une cellule *m'* dont la base est considérablement allongée dans la direction des cellules ectodermiques. — J'ai également réussi (fig. 28) à faire, dans un embryon plus avancé, une coupe longitudinale passant par le blastopore ; celui-ci n'est plus alors central, il est rejeté par côté, et le côté droit (dorsal) de son pourtour est devenu plus large. En outre, une des grandes cellules endodermiques *m* est presque entièrement recouverte par ses voisines, et un peu plus haut est située une petite cellule *m'* qui renferme un corps central, probablement un nucléus ; cette petite cellule est, comme *m'* de la figure 26, séparée de la cavité centrale, et si ce n'est pas une extrémité d'une cellule quelconque, on devra la considérer comme une cellule mésodermique. La cellule *m''* paraît être encore une cellule endodermique, du moins si l'on en juge d'après son nucléus très nettement délimité ; les autres cellules *a* et *a'*, qui bordent le blastopore, appartiennent indubitablement à l'ectoderme ; les cellules qui constituent le voile étaient nettement visibles sur cette préparation.

La figure 29 représente une coupe d'un embryon encore plus avancé ; le blastopore est maintenant très dévié vers la face ventrale, et il commence à se former en arrière une région du corps qui n'existait pas auparavant. Les cellules ectodermiques *a* et *a'* qui entouraient (fig. 28) le bord extérieur du blastopore sont ici assez enfoncées dans la cavité gastrulaire ; tout en dehors d'elles, des cellules ectodermiques limitent un canal qui fait communiquer la cavité interne de la gastrula avec l'extérieur. Ce canal est purement ectodermique, et il s'est formé pendant le déplacement du blastopore depuis l'extrémité postérieure jusqu'à la face ventrale de l'embryon.

Les stades suivants offrent deux phénomènes prédominants dans la transformation de la larve ; d'un côté, elle s'allonge, et d'un autre, le blastopore s'éloigne toujours davantage de l'extrémité postérieure de l'embryon pour se rapprocher de la partie postérieure du voile. Les figures 30, 31, et suivantes jusqu'à 37, mon-

trent ces stades, soit en entier, soit sur des coupes effectuées suivant des directions différentes.

La figure 30 montre, représenté de face, un embryon âgé d'environ dix heures, traité par l'acide acétique et éclairci par la glycérine ; on y voit très bien le ruban formé par le voile, qui divise l'embryon en deux parties égales, l'une antérieure et l'autre postérieure. Le blastopore, pas encore bien éloigné de la région terminale, est placé dans la région postérieure ; il est limité, à droite et à gauche, par des rebords assez saillants; mais je ne saurais dire avec assurance si en avant, dans la direction du voile, il existe ou non un sillon. La figure 31 montre ce même embryon vu de profil, semblable à une gastrula allongée, dont la face postérieure, portant le blastopore, est assez recourbée. Les figures suivantes (32, etc.) représentent des coupes des embryons de cet âge, préalablement durcis dans l'acide chromique et colorés.

La coupe (fig. 32), tout à fait superficielle, passe par l'extrémité postérieure de l'embryon, et son seul intérêt consiste à démontrer que le blastopore n'existe pas dans cette région. La coupe suivante (fig. 33) est un peu plus antérieure ; la face ventrale montre alors un enfoncement *s* bien profond, et en dedans de la couche cellulaire périphérique sont placées de chaque côté une ou deux cellules *m* ; le noyau de l'une de ces cellules est bien net, mais je n'ai vu dans l'autre qu'une masse granuleuse. Une coupe, suivant immédiatement celle-ci, et par conséquent encore un peu plus éloignée de l'extrémité postérieure, est représentée par la figure 34 ; le blastopore, béant, débouche dans la cavité gastrique de l'embryon, et le fait que cette coupe (fig. 34) succède à celle de la figure 33 indique que le sillon *s* de celle-ci est un enfoncement ectodermique conduisant au blastopore. — Les faits principaux offerts par les deux coupes des figures 33 et 34 résident surtout dans les cellules mésodermiques *m m* ; elles sont réunies intimement avec l'endoderme, et quelques-unes d'entre elles, *m'*, semblent intercalées entre les cellules endodermiques. Je n'ai pu compter bien nettement le nombre des cellules mésodermiques, car elles se confondaient avec la base de leurs voisines ; j'ai cependant reconnu plusieurs noyaux, et, de plus, une certaine indication des contours cellulaires qui m'autorise à les représenter sur la figure.

La figure 35 est un dessin de la coupe immédiatement consécutive ; les contours et les noyaux des cellules y sont d'une netteté parfaite. On n'y voit seulement que les deux rangées de cellules ectodermiques et endodermiques ; l'absence de cellules mésodermiques démontre qu'elles sont seulement situées en arrière, tout autour du blastopore. La partie inférieure de la coupe, un peu aplatie, offre l'indice d'un sillon peu profond; comme toutes les coupes, depuis la figure 33, sont orientées suivant la même direction, on peut admettre que cet aplatissement correspond à un prolongement antérieur du pour-

tour du blastopore, de même que le sillon *s* (fig. 33) en est un prolongement postérieur ; même, chez les *Chiton Polii* de Sébastopol, cet aplatissement antérieur présente mieux encore la forme d'un sillon, et ses bords sont relevés verticalement. En résumé, la face inférieure ou ventrale de l'embryon est traversée par un sillon dont le blastopore occupe le milieu.

La figure 36 représente une coupe plus éloignée encore de l'extrémité postérieure de l'embryon et passant par les grandes cellules du voile ; celles-ci sont bien nettes sur les côtés de la figure; mais, comme la coupe est un peu oblique, la face dorsale est encore occupée par les cellules ordinaires de l'ectoderme. L'endoderme est constitué par huit cellules très grandes, dont quelques-unes sont en voie de division.

J'ai fait de nombreuses coupes au travers des embryons parvenus à ce stade, mais comme il est difficile de déterminer l'orientation exacte, ces coupes sont en général peu instructives ; cependant celle représentée par la figure 37 est réussie et fournit quelques éclaircissements sur la disposition des cellules. Pour bien comprendre l'orientation de cette coupe, il faut la rapporter au dessin général de la figure 31 ; la coupe, passant par le blastopore et les cellules du voile, est ainsi oblique au grand axe du corps de l'embryon. Tout autour du blastopore, dans le repli formé par les feuillets ectodermique et endodermique qui se joignent, sont placées les cellules mésodermiques *m*, que nous avons déjà rencontrées sur les coupes transversales du même stade.

En comparant toutes les figures depuis la figure 28 jusqu'à la figure 39 et suivant leur série, on peut affirmer que le mésoderme dérive de l'endoderme, qu'il apparaît vers le pourtour même du blastopore, et qu'il est constitué par quelques cellules symétriquement placées de chaque côté de l'endoderme ; cette position symétrique est démontrée par les coupes transversales des figures 33 et 34, et aussi par la coupe longitudinale *médiane* de la figure 29, qui ne présente aucune trace de cellules mésodermiques. La coupe précédente, de la figure 28, me paraît être un peu oblique, puisqu'elle passe par les cellules latérales qui donnent naissance au mésoderme.

Nous arrivons maintenant aux stades de formation définitive de l'embryon ; ces stades sont caractérisés par le changement de position du blastopore et l'apparition du sac œsophago-radulaire. J'ai représenté par les figures 38 et 39 deux embryons entiers ; chez le premier, le blastopore est encore bien rapproché de l'extrémité postérieure de l'embryon ; chez le second, le blastopore en est davantage éloigné, et se rapproche de la base du voile. Je possède un grand nombre de coupes longitudinales et transversales de ces stades, mais leurs directions

sont difficiles à déterminer, et l'on ne peut guère mener une coupe à la fois par le blastopore et l'axe médian du corps, elles sont le plus souvent déviées à droite ou à gauche ; je choisis parmi mes préparations les mieux réussies :

La figure 40 montre une coupe de l'embryon, âgé de douze heures, représenté par la figure 38. La cavité gastrulaire est encore tapissée par de grandes cellules ; parmi elles s'en trouve une plus volumineuse, *c*, qui correspond sans doute à la cellule *c* de la figure 29 ; la bouche est bien éloignée de l'extrémité postérieure, et cependant l'embryon est du même âge que celui dessiné dans la figure 38 ; l'œsophage est un tube de vaste calibre largement ouvert dans la cavité intestinale limitée par l'endoderme. La coupe de l'embryon (fig. 39) âgé de quatorze à quatorze heures et demie, est représentée par la figure 41, coupe également longitudinale et médiane. A en juger d'après l'aspect de cette coupe, l'extrémité postérieure de l'embryon est plus allongée et amincie, l'ouverture buccale est plus petite; la forme du canal œsophagien est un peu différente, car il s'est aplati et divisé en deux cœcums placés en avant et en arrière du milieu de l'ouverture buccale. Cette modification de l'œsophage pourrait bien être une conséquence de l'allongement et de l'aplatissement de l'embryon ; je n'ai pu voir, sur cette coupe de la figure 41, de communication entre le canal œsophagien et la cavité intestinale, mais cette communicacation existe sans aucun doute, puisque les coupes transversales d'embryons du même stade la montrent parfaitement.

La figure 42 montre une coupe transversale de l'embryon représenté par la figure 39 ; cette coupe passe par la région antérieure du corps de l'embryon, mais elle est un peu oblique puisqu'elle n'a pas affecté le voile entier ; elle ne présente que deux feuillets cellulaires très nettement circonscrits. La coupe suivante (fig. 43) passe par l'extrémité antérieure du canal œsophagien ; aussi en voit-on seulement la paroi sans en voir la cavité ; sur chacune des faces latérales externes de ce canal sont immédiatement appliquées trois cellules mésodermiques *m*, qui montent jusqu'à la hauteur des cellules du voile. La coupe de la figure 44 est plus éloignée encore de l'extrémité antérieure de l'embryon, et traverse la cavité même du tube œsophagien ; toutes les autres parties sont disposées conformément à ce qu'elles sont dans la coupe précédente. Il en est de même pour la figure 45 ; seulement la coupe a passé par les deux ouvertures de l'œsophage, par l'ouverture externe qui communique avec l'extérieur (bouche), et par l'ouverture interne qui communique avec la cavité intestinale. La coupe suivante (fig. 46) a traversé le corps de l'embryon en arrière de la bouche, et a passé par le prolongement postérieur du canal œsophagien.

En comparant ces coupes avec les embryons représentés par les figures 39 et 40, je pense que la première (fig. 42) est conduite de manière à passer entre le voile et l'extrémité antérieure du corps ; les cellules *v* appartiennent à la partie dor-

sale du voile. Je ne puis expliquer bien nettement la direction des autres coupes ; mais comme l'ouverture du tube œsophagien dans l'intestin médian est placée en avant du voile ou à la même hauteur, je crois que la coupe de la figure 45 a été menée obliquement, à peu près suivant la direction des lettres *b e* de la figure 41.

Je vois bien que mes dessins de coupes transversales et longitudinales ne se correspondent pas complètement ; mais cela dépend, d'un côté, de la difficulté de préciser l'orientation des coupes, et d'un autre côté, de ce que les embryons du même âge ne sont pas tous parvenus au même degré de développement. On trouve toujours des œufs précoces et d'autres retardaires ; ces différences sont facilement explicables chez les *Chiton Polii*, par les différences des conditions nécessaires au développement des œufs. Les *Chiton Polii* après avoir pondu, portent encore leurs œufs pendant deux ou trois jours dans leur cavité branchiale, où l'eau est constamment renouvelée ; lorsqu'on conserve des Chitons dans des aquarium, on est obligé de changer l'eau et alors les individus, dérangés sans doute, rejettent leurs pelotons d'ovules. Parmi ces œufs, ceux qui sont placés sur le pourtour du peloton, et sont ainsi en contact immédiat avec l'eau ambiante, se développent plus vite ; les autres, situés davantage en dedans, évoluent plus lentement ou même ne se développent pas du tout. Cette particularité explique les dissemblances qui existent entre des embryons du même âge.

La figure 47 représente un embryon de seize ou dix-huit heures ; l'ouverture buccale est à peu près invisible ; on la devine, d'après la direction du tube œsophagien, plutôt qu'on ne la reconnaît. Les figures 48, 49 et 50 montrent trois coupes transversales de ce stade ; les coupes tout-à-fait antérieures ne montrent que deux feuillets disposés de la même manière que dans la figure 42, avec cette différence cependant que les cellules sont plus petites et plus nombreuses. La coupe de la figure 48 passe par l'ouverture buccale, nettement visible, mais très rétrécie ; les relations déjà signalées existent encore ici, mais les cellules mésodermiques y sont groupées d'une manière caractéristique et propre à bien faire comprendre les stades les plus avancés ; elles sont disposées en deux groupes situés de chaque côté de l'œsophage et recouverts en dessus par les moitiés latérales de l'intestin. La coupe de la figure 49 est à peu près semblable ; seulement, au lieu de passer par l'ouverture buccale, elle traverse verticalement le canal œsophagien. Dans la figure 50, qui représente une coupe de l'extrémité postérieure du corps de l'embryon, le mésoderme est bien développé. On peut encore remarquer sur ces trois coupes que l'ectoderme de la face inférieure de l'embryon est composé de nombreuses cellules, dont les noyaux sont disposés en plusieurs séries, se multiplient, et s'enfoncent parfois légèrement dans les parties profondes de l'ectoderme.

III.

## FORMATION DU SYSTÈME NERVEUX ET DE LA GLANDE PÉDIEUSE.

Les stades que je vais maintenant décrire ne paraissent différer en rien de ceux décrits en dernier lieu, si l'on s'en tient uniquement à leurs aspects extérieurs; les seuls changements consistent, en effet, en des transformations internes des feuillets, et ne modifient pas la forme générale; les coupes longitudinales et transversales sont alors de toute nécessité. Je décrirai ces stades d'après les embryons des *Chiton Polii* de Sébastopol, car les coupes que j'en possède sont plus lisibles.

Les figures 51 et 52 montrent deux coupes longitudinales, qui indiquent déjà les modifications intérieures de la structure des embryons; en comparant la première de ces figures (fig. 51) avec les figures 40 et 41, on constate entre elles une grande différence. Dans celle-là (fig. 51), la partie antérieure du corps, depuis l'extrémité terminale jusqu'au voile, est plus aplatie et plus large, tandis que la région postérieure est davantage allongée; le voile est constitué par deux rangées de cellules volumineuses munies de grands noyaux. La partie antérieure de l'intestin est constituée par un grand sac œsophagien qui porte un prolongement postérieur, le sac de la radula *sr;* ce sac est mis en communication par un canal étroit avec la bouche, visible seulement sur les coupes; par contre, la communication de l'œsophage avec l'intestin médian est très large, et ce dernier prolongé jusque dans l'extrémité postérieure du corps, s'y applique immédiatement contre l'ectoderme.

C'est à ce stade du développement de l'embryon que j'ai rencontré les premières traces de la formation d'une glande, dont l'étude m'a coûté beaucoup de travail et m'a souvent conduit à des erreurs; même aujourd'hui, je ne saisis pas encore très bien le mode de développement de cette glande, ni le sort qui lui est réservé. Aussi, je présenterai les faits comme je les ai déchiffrés sur mes préparations en m'abstenant de toute hypothèse; cependant, comme il est assez peu commode de décrire un organe sans le nommer, je l'appellerai glande pédieuse, en convenant bien toutefois que je n'entends nullement attribuer par là à cet organe une signification physiologique quelconque. Sur la coupe représentée par la figure 51, on voit, au-dessous de la bouche et allant vers le sac de la radula, un corps nettement limité et composé d'un petit nombre de cellules; en faisant varier

le foyer de l'objectif, on observe dans son intérieur une petite cavité qui se dirige vers le dehors en se rétrécissant à mesure, et paraît se perdre entre les cellules ectodermiques; ce corps est donc en relation avec l'ectoderme, et semble être un simple enfoncement de celui-ci.

La figure 52 montre, très bien réussie, une portion de coupe longitudinale immédiatement successive à celle de la figure 51, et passant également par cette glande, mais, comme elle n'est plus tout-à-fait médiane, elle n'a pas traversé l'ouverture buccale; l'enfoncement ectodermique qui constitue la glande est ici extrêmement net, et on peut suivre sa petite cavité interne presque jusqu'à la surface de l'embryon. Les cellules mésodermiques sont disséminées tout autour de la glande, et, sous l'intestin, le long de la partie inférieure de la cavité du corps, jusqu'à l'extrémité postérieure; il en existe aussi en petit nombre sur la face dorsale de l'intestin et en avant de l'œsophage. Chez tous les embryons parvenus à ce stade, on observe, au-dessous de l'intestin et en arrière du sac radulaire et de la glande pédieuse, une cavité assez vaste, *c*, très constante, et toujours placée de la même manière aussi bien sur les larves de ce stade que sur celles des stades suivants; seulement, cette cavité est parfois tout-à-fait vide, tandis que, dans d'autres cas, elle renferme des traînées et des filaments fournis, sans doute, par une substance albumineuse coagulée par l'action des réactifs acides.

La coupe représentée par la figure 53 a été effectuée sur un embryon un peu plus âgé; elle est dirigée dans le même sens que les deux coupes précédentes, mais elle est un peu déviée, puisqu'on n'y voit pas la réunion de la cavité œsophagienne avec celle de l'intestin. La glande pédieuse est davantage développée; elle n'est plus constituée seulement par un sac à parois simples, mais bien par un amas cellulaire renfermant une petite fente qui se dirige vers l'extérieur et débouche au-dehors en dessous de l'ouverture buccale. La figure 54 montre, à un plus fort grossissement, la structure de cette glande prise sur une coupe voisine, un peu latérale; on y remarque des cellules assez nombreuses et quelques noyaux granuleux disséminés; les cellules renferment une certaine quantité de granulations constituées par de la matière grasse, du moins si l'on en juge d'après leur propriété de dévier les rayons lumineux; le petit conduit de la glande s'ouvre à l'extérieur. On voit que, à ce stade, la glande, alors tout-à fait séparée de l'ectoderme, est placée dans la cavité du corps.

J'ai également fait un grand nombre de coupes transversales sur les embryons parvenus à ces stades; j'ai choisi parmi elles les mieux réussies, et je les ai dessinées (fig. 55 à 60); pour bien comprendre leur orientation, il faut les rapporter aux coupes longitudinales des figures 51 et 53. La coupe de la figure 55, pratiquée sur un embryon semblable à celui de la figure 53, passe immédiatement en avant du voile; l'ectoderme est composé de cellules cylindriques, *c l*, à noyaux voisins de la

superficie, retirées vers le milieu et élargies vers leur base pour se rattacher à la ligne qui indique la limite profonde de l'ectoderme; cette ligne ne forme pas une véritable membrane, mais elle est cependant bien nette. La partie extérieure de ces cellules est remplie par un protoplasma granuleux, la partie médiane par un protoplasma hyalin, et la région profonde par de petits corpuscules arrondis. Parmi les cellules ectodermiques, certaines, *c*, placées vers le milieu des côtés du corps de l'embryon, sont d'une structure différente ; leur protoplasma, clair et hyalin, ne renferme aucune trace de ces corpuscules graisseux arrondis qui remplissent la majeure partie des autres ; elles sont plus nombreuses vers le point où apparaissent les premiers rudiments du système nerveux, mais je ne saurais dire si elles prennent part à cette formation. Sur chacun des côtés du corps, à droite et à gauche, est placé un groupe de cellules ectodermiques, *n*, dont l'aspect indique qu'il se produit là un refoulement de l'ectoderme vers l'intérieur ; ces refoulements sont en réalité des épaississements de l'ectoderme constitués chacun par un groupe de nucléi entourés par une petite quantité de protoplasma. Je ne puis indiquer l'origine de ces nucléi ; j'ai cru auparavant que certaines cellules *c* s'enfonçaient dans l'ectoderme pour former les cellules *n*, mais ces dernières sont plus petites que les cellules *c* ; celles-ci renferment un protoplasma volumineux, tandis que les cellules *n* sont presque réduites à leur noyau. Nous verrons plus tard que les cellules *n* sont les premières traces du système nerveux.

Dans l'intérieur de la coupe est placé l'œsophage, dont les cellules cylindriques contiennent dans leur région profonde un protoplasma granuleux fortement coloré par le carmin, et dans leur région externe les petits corpuscules arrondis déjà signalés ; le milieu de la cellule est occupé par un nucléus d'assez grande dimension. Au dessus de l'œsophage est placé l'intestin dont la coupe a l'aspect d'un demi-cercle ; ses cellules renferment des noyaux bien nets, et leur protoplasma est rempli de corpuscules ronds semblables à ceux qui abondent dans la région profonde des cellules ectodermiques ; seulement, ces corpuscules paraissent être plus gros dans l'endoderme que dans l'ectoderme. Il manque une cellule dans le milieu de la face inférieure de l'intestin ; cette absence correspond à l'ouverture de communication, représentée sur la figure 51, établie entre l'œsophage et l'intestin.

Le mésoderme, bien développé, est constitué par deux couches cellulaires distinctes ; l'une d'elles, *m o*, entoure directement l'œsophage, et l'autre, *mp*, s'attache plus intimement encore aux parois du corps ; entre ces deux couches est située une cavité nettement circonscrite. Les couches mésodermiques sont réunies en haut et en bas; elles forment ainsi en haut une traînée cellulaire qui entoure l'intestin en s'insérant entre l'ectoderme et l'endoderme. Le protoplasma des cellules du mésoderme est plus granuleux que celui des deux autres feuillets blastodermiques ; les corpuscules arrondis y sont répartis uniformément dans la cellule entière, au lieu

d'être localisés dans la région profonde de ces cellules comme pour l'ectoderme ou répandus partout en assez grande quantité comme dans l'endoderme.

La coupe suivante (fig. 56) passe par le voile et la courbure de l'œsophage, de telle manière que celui-ci est traversé en deux endroits. La couche ectodermique est constituée en entier par les cellules du voile dont la structure particulière a été décrite plus haut (fig. 52, *v*) ; vers l'œsophage sont situés deux petits groupes de cellules, *n* et *n'*, qu'il est assez difficile d'apercevoir, mais où il est possible cependant de compter deux cellules *n* et trois *n'*. Tous les autres organes internes offrent la même disposition que sur la coupe précédente, sauf cependant l'œsophage qui, par suite de la courbure représentée sur la figure 53, est coupé en deux points ; cet œsophage devait être plus grand que celui de l'individu de la figure 53. Les cellules mésodermiques entourent une cavité aussi nette que celle de la fig. 55 ; je possède un grand nombre de coupes de ces stades, et sur toutes on peut distinguer aisément la cavité et les feuillets qui la limitent ; aussi est-il permis d'affirmer que cet aspect est naturel et n'est pas causé par une rupture. Cette cavité, comprise entre les deux feuillets du mésoderme, est bien la cavité du corps, et sa position nous autorise à la comparer à celle des Annelés et des Vertébrés; cette supposition est sans doute vraisemblable, nous la discuterons après l'examen de toutes les coupes qui ont trait à cette période du développement.

La coupe qui suit celle représentée par la figure 56 devait passer par la bouche, mais elle n'a pas été réussie ; quant aux coupes pratiquées sur d'autres individus et passant par la bouche, elles ne m'ont rien offert de bien important, aussi j'aborde de suite l'étude des coupes menées en arrière de la bouche ; bien que celle représentée (fig. 57) ne soit pas trop réussie, on peut y distinguer assez nettement les relations des organes.

La forme du corps n'est plus semblable à ce qu'elle est en avant de la bouche, la coupe montre qu'il est aplati et même un peu excavé en bas, échancré sur les côtés; dans l'ectoderme et formées à ses dépens sont placées, de chaque côté de la ligne médiane, deux paires d'épaississements *n* et *n'*, constitués chacun par cinq ou six noyaux entourés par une petite quantité de protoplasma, mais où je n'ai pu distinguer les parois cellulaires. En outre, un volumineux prolongement de l'ectoderme, *g*, s'enfonce dans la cavité du corps ; ce prolongement est un corps symétrique, bilobé, dont les cellules sont orientées de la même façon que celles de l'ectoderme ; je crois que ce corps correspond à l'enfoncement *g* des figures 51 et 53, et par conséquent à la glande pédieuse. Entre la glande *g* et l'intestin *en* est située la coupe de l'extrémité postérieure du sac radulaire *sr*. On remarque, sur la face dorsale médiane de l'intestin, une cavité *q* limitée en haut par deux cellules mésodermiques et en bas par trois cellules endodermiques dont l'une est médiane et dont les deux autres sont latérales. Le mésoderme est constitué de la

même manière que celui de la coupe suivante (fig. 58) ; aussi, j'ai cru utile de ne pas le représenter pour rendre le dessin plus compréhensible.

La coupe de la figure 58 diffère de la précédente par l'absence du sac radulaire et par l'aspect de la glande *g* dont l'extrémité postérieure, traversée par la coupe, est complètement indépendante de l'ectoderme. Entre cette glande, l'intestin et la couche mésodermique externe, est interposée des deux côtés la cavité générale du corps, *c* ; vers la gauche, une ligne divise les cellules mésodermiques en deux couches, dont l'une est appliquée contre l'intestin et l'autre contre la paroi du corps. La structure des troncs *nn* est très-instructive ; on voit, dans l'ectoderme de la face ventrale du corps, des noyaux disposés assez irrégulièrement, mais dont quelques-uns cependant forment deux traînées qui convergent vers les troncs *n n*, où ils paraissent rassemblés en plus grand nombre ; les troncs *n' n'* n'offrent rien de particulier.

La coupe suivante (fig. 59) passe, dans la région postérieure du corps de l'embryon, à travers la cavité *c* des figures 51 et 53 ; il n'y a plus là ni sac radulaire, ni glande *g*, mais seulement la cavité du corps *c*. Cette coupe est intéressante à cause du développement extraordinaire pris par les troncs *n n*, et la présence d'une cellule *n''* que je n'ai trouvée dans cette position qu'une seule fois. Il existe encore à la face dorsale de l'intestin une cavité triangulaire dont la base est formée par deux cellules endodermiques.

Une coupe de l'extrémité postérieure du même embryon est dessinée dans la figure 60 ; l'intérêt de cette coupe réside dans l'épaisseur de la couche ectodermique et l'abondance des noyaux qui abandonnent la périphérie pour pénétrer plus profondément. Il semble vraiment que ces noyaux se groupent et se condensent en plus grand nombre dans de certaines régions pour y former les troncs pédieux *n n* et les troncs latéraux *n' n'* ; il existe encore ici une cellule *n'''* dorsale entourée de plusieurs noyaux qui se dirigent vers elle. Le mésoderme forme de chaque côté une masse cellulaire compacte ; on y distingue pourtant une ligne *l* qui le divise en deux couches, dont l'une est plus intimement liée à l'intestin et l'autre à l'ectoderme.

En comparant entre elles les six coupes transversales que je viens de décrire et les coupes longitudinales des figures 51 et 53, on voit que les embryons des Chitons possèdent une cavité générale du corps, unique dans sa moitié postérieure, divisée en avant en deux canaux latéraux (fig. 55, 56, 58), et peut-être aussi tout à fait en arrière si la fente *l* de la figure 60 n'est pas une différenciation purement histologique. L'étude de ces coupes nous conduit, comme résultats principaux, à admettre l'existence de quatre épaississements d'origine ectodermique, *n*, *n'*, contenus tout le long du corps, et qui sont évidemment, comme je vais le démontrer, la première apparition des troncs nerveux pédieux et latéraux. La figure 56 dé-

montre en outre que les troncs, *n* et *n'*, disposés des deux côtés, en avant et en arrière, du voile, sont réunis entre eux.

Les coupes des embryons plus avancés présentent à peu près les mêmes relations que celles longuement étudiées ci-dessus ; j'ai seulement figuré deux d'entre elles. Sur l'une (fig. 61), les troncs nerveux *n* et *n'* sont tout-à-fait distincts de l'ectoderme, mais ils ne sont pas encore enveloppés par le mésoderme ; ils sont placés sur la limite même de ces deux feuillets, et leur position est telle que l'observation de ce stade seul pourrait faire admettre qu'ils sont formés par le mésoderme. Mais l'examen des stades antérieurs a démontré que cette position est secondaire, que les troncs nerveux ont apparu dès l'abord dans l'ectoderme, et que plus tard seulement ils se sont enfoncés dans le mésoderme ; sur la figure 61, les troncs pédieux sont davantage entourés par le mésoderme que les troncs latéraux, mais ils ne sont pas encore complètement séparés de l'ectoderme. La glande pédieuse, complètement différenciée, commence à fonctionner ; dans son intérieur est située une masse muqueuse, fortement colorée par le carmin, qui est sans doute la sécrétion même de la glande ; des épanchements de cette substance sont engagés, comme autant de coins, entre les cellules glandulaires. Les autres organes de l'embryon, le sac radulaire et l'intestin, n'offrent rien de particulier.

Sur quelques coupes de la région où apparaît la glande pédieuse (fig. 57), il m'a été donné parfois de remarquer que les troncs nerveux, et même dans certains cas des troncs déjà bien constitués, sont entourés par les cellules latérales de la glande. Cet aspect, qui existe chez les *Chiton Polii* de Marseille, m'avait conduit à admettre que les troncs nerveux étaient formés par les cellules de la glande pédieuse ; d'un autre côté, je croyais aussi que cette dernière était en relation immédiate avec l'œsophage, lors de sa formation; ces deux fautes m'avaient amené à une série de malentendus, qui se sont glissés dans mes premières communications sur le développement des Chitons adressées au *Zoologischer Anzeiger* de 1880.

On peut observer sur la coupe de la figure 62, pratiquée chez un embryon un peu plus âgé, que les troncs nerveux sont tout-à-fait séparés de l'ectoderme, et placés dans la cavité du corps où ils sont entourés de toutes parts par le mésoderme : c'est là leur position définitive. La quantité de substance sécrétée par la glande pédieuse paraît avoir augmenté ; le nombre des globules renfermés dans les cellules est encore plus considérable, et la glande elle-même présente une certaine disposition symétrique. Les autres organes n'offrent rien d'intéressant ; je dois cependant mentionner ce fait que la bouche est parfaitement nette sur les coupes qui passent par le voile, ce qui démontre que, jusqu'à ce stade, elle n'est pas fermée.

Ce stade termine la série des processus embryonnaires proprement dits ; car les organes de la larve, dont nous allons commencer l'étude, sont complets. La figure 63 représente la coupe longitudinale d'une jeune larve qui n'a pas encore rompu ses enveloppes ovulaires ; cette larve, comme tous les embryons encore renfermés dans leurs enveloppes, était légèrement recourbée sur elle-même ; la coupe que j'en ai dessinée est un peu latérale, puisqu'elle a à peine affecté la bouche et l'ouverture de la glande pédieuse. On voyait nettement ces deux ouvertures, bien distinctes l'une de l'autre, sur une coupe voisine, mais trop mauvaise pour que je la représente. Tous les principaux organes de la larve errante sont bien visibles déjà ; le feuillet ectodermique est très différencié, et toute la partie placée au-devant du voile est relativement moins développée que dans les stades embryonnaires. Les cellules de cette région antérieure, qui recouvre pour ainsi dire la tête de la larve, sont de diverses sortes ; deux d'entre elles, placées à peu près sur la ligne médiane, grosses et munies d'un grand noyau, portent chacune un bouquet de cils vibratiles, la houppe vibratile antérieure de la larve. Les cellules vibratiles placées entre celles-ci et la région ventrale du voile n'offrent rien de particulier, mais il n'en est pas de même pour celles situées sur la région dorsale ; elles renferment chacune une vacuole volumineuse, qui remplit à elle seule presque toute la partie périphérique de la cellule et surmonte le noyau ; le fond même est constitué par une petite quantité de protoplasma granuleux. Des cellules semblables, munies de vacuoles, existent dans la région postérieure *c* de la larve ; nous verrons plus tard que les bords latéraux de l'embryon en portent également, et que ces cellules sont précisément disposées dans les points où apparaissent les spicules ; on peut donc considérer les vacuoles comme de petits sacs dans lesquels les spicules prennent naissance.

Les cellules du voile, nettement visibles, offrent toujours la structure que j'ai déjà indiquée lorsque j'ai étudié les stades embryonnaires précédents ; entre elles et la région caudale de la larve, la face dorsale de l'ectoderme larvaire plissée, porte six enfoncements bien évidents, et un septième, tout-à-fait terminal, reconnaissable seulement à la proéminence interne formée par les cellules (1,2,3,4,5,6, 7, fig. 63). Toutes ces cellules épithéliales, cylindriques, sont plus longues dans les soulèvements et plus courtes dans les enfoncements ; jusqu'au troisième de ces derniers, la surface interne de l'ectoderme est parfaitement plane, tandis qu'à partir du quatrième un soulèvement interne correspond à chaque dépression extérieure (4,5,6, fig. 63) ; ce soulèvement interne est même le seul indice du pli n° 7. Ces enfoncements correspondent sans doute chacun à une plaque de la coquille dorsale des Chitons ; les spicules ne sont pas encore formés chez la larve parvenue au stade que je décris en ce moment, mais cependant une couche cuticulaire évidente recouvre toute sa face dorsale. Cette cuticule est plus particulièrement

épaisse dans les enfoncements ; il est même possible d'y reconnaître deux couches, l'une externe qui tapisse la face dorsale entière de la larve, et l'autre interne localisée seulement dans les enfoncements.

La face ventrale de la larve est occupée par le pied ; celui-ci, constitué par de longues cellules cylindriques vibratiles dont les noyaux sont disposés vers la périphérie, est étendu de la bouche jusqu'en arrière du corps, vers l'anus. On trouve encore dans le pied et situées plus profondément quelques autres cellules *p*, différentes des premières et plus rares ; j'en ai compté une dizaine au maximum sur une coupe longitudinale du pied. Parmi les organes internes, je dois mentionner dès l'abord les deux ganglions nerveux, le ganglion céphalique ou cérébral *g c* et le ganglion caudal *g b* ; le premier est un corps cellulaire, creusé d'un espace vide et arrondi, dans lequel je n'ai pu reconnaître de portion fibreuse ; le ganglion postérieur *g b*, formé par la réunion des troncs nerveux branchiaux, est encore appliqué contre l'ectoderme par une vaste surface.

Le tube digestif des larves que j'examine est alors composé de l'œsophage muni de son sac radulaire, de l'intestin médian, et peut-être du rectum qui n'est cependant pas visible sur la coupe que je décris. La première partie de l'œsophage est un canal étroit, qui commence immédiatement au-dessous des cellules ventrales du voile, et remonte vers la face dorsale de l'embryon en s'élargissant rapidement ; ses parois deviennent aussi plus épaisses. Les cellules œsophagiennes sont cylindriques, plus ou moins allongées suivant la région, munies d'un nucléus périphérique, c'est-à-dire disposé vers la cavité de l'œsophage ; les noyaux sont entourés par une zone de protoplasma granuleux ; la région profonde des cellules *c o* est tout-à-fait hyaline. La structure et l'aspect des cellules qui constituent la face antérieure de la paroi de l'œsophage sont plus nets qu'ailleurs ; les cellules sont plus petites et plus serrées vers la face postérieure, et même, elles sont disposées sur deux couches en un certain point : c'est par là que débouche le sac radulaire *s r*. Celui-ci apparaît, de même que dans les stades antérieurs, comme un diverticulum de l'œsophage, seulement la coupe de la figure 63 n'étant pas précisément médiane, on n'y peut voir l'ouverture qui fait communiquer la cavité du sac avec celle de l'œsophage. En outre, le canal œsophagien pousse encore, dans la direction de la glande pédieuse, un second refoulement qui, nous le verrons plus tard, se transforme en un organe particulier.

L'intestin médian communique directement avec l'œsophage, et la région où il commence est indiquée par la structure caractéristique de ses cellules. La cellule, marquée *e n* sur la figure 63, est la première véritablement endodermique de l'intestin ; son protoplasma entier est rempli de ces petits globules clairs, si abondants dans toutes les cellules embryonnaires, et qui se conservent davantage avec leurs caractères primitifs dans celles de l'intestin. L'intestin médian se prolonge jusqu'à

l'extrémité postérieure du corps de la larve, et ses cellules, munies de leur grand noyau et de leurs nombreuses vésicules graisseuses, sont toutes semblables entre elles. Un amas très dense de cellules mésodermiques, de forme hexagonale par suite de la compression mutuelle qu'elles exercent les unes sur les autres, entoure la région postérieure de l'intestin et se continue sur la face dorsale; c'est sans doute là le reste des cellules embryonnaires qui doivent former les organes segmentaires, vasculaires et génitaux.

La glande pédieuse est un organe volumineux, de plus grande dimension que le sac radulaire, dont les parois sont constituées par des cellules renfermant de nombreux globules graisseux, et dont la cavité est remplie par la substance sécrétée facilement colorable. On ne distingue pas, chez les larves traitées par l'acide chromique, les noyaux des cellules parmi les globules graisseux, mais il n'en est pas ainsi sur des embryons fixés par l'acide osmique ; les nucléi sont alors bien nets et tels que je les ai dessinés, bien qu'ils ne soient pas très apparents sur la coupe même que j'ai représentée par la figure 63. Le mésoderme est très développé sur la ligne médiane du corps ; on voit une rangée de grandes cellules mésodermiques tout le long de la face interne du pied, un volumineux amas de ces mêmes cellules autour de l'extrémité postérieure de l'intestin, et enfin des traînées cellulaires entre le sac radulaire, l'intestin et la glande sous-œsophagienne.

Dans la région antérieure du corps, entre l'œsophage et l'ectoderme, autour du ganglion cérébral, est situé un groupe de cellules mésodermiques qui ont un autre aspect qu'ailleurs, car elles forment un tissu conjonctif gélatineux qui remplit les interstices entre les organes. On voit également, entre la face dorsale de l'intestin et l'ectoderme, une couche mésodermique interrompue de place en place.

Les figures 64-68 représentent les coupes transversales d'une larve semblable à celle de la figure 63, mais déjà libre. La coupe de la figure 64 a passé par la région antérieure du corps ; elle montre le ganglion céphalique *gc*, étalé comme une large plaque dont la périphérie est de structure cellulaire, tandis que la substance interne est de structure fibrillaire ; au-dessus et au-dessous du ganglion sont placées les parties supérieure et inférieure de l'œsophage. Dans la coupe qui suit immédiatement (fig. 65), on voit les commissures nerveuses *c*, allongées, et renfermant chacune deux taches de substance granuleuse ou fibrillaire qui indiquent leur bifurcation postérieure. L'intérieur de la figure est occupé par l'œsophage, prolongé en bas en un petit diverticulum qui représente le commencement du tube buccal ; il est entouré des deux côtés par une épaisse couche mésodermique, déjà différenciée par places en muscles.

La coupe de la figure 66 passe par le voile, le tube buccal *b*, et la région antérieure de l'intestin médian *en* ; un groupe de cellules disposées assez régulière-

ment, intercalé entre le canal buccal et l'intestin, correspond sans doute à la coupe d'une courbure des parois œsophagiennes, ou peut-être aux cellules mésodermiques qui doivent constituer plus tard les cartilages destinés à soutenir la radula. Les espaces *n*, *n'*, sont les coupes des deux commissures qui réunissent le ganglion snpra-œsophagien aux troncs latéraux et pédieux ; la bouche n'est pas visible ici, mais je l'ai reconnue distinctement sur plusieurs autres coupes de larves.

La figure 67 est pour moi d'un grand intérêt ; la coupe qu'elle représente passe par la région qui fait immédiatement suite à la bouche. On voit de chaque côté, à droite ou à gauche, les cellules *v* caractéristiques du voile ; les troncs nerveux *n* et *n'* sont déjà bien éloignés l'un de l'autre, et la glande pédieuse est située entre les deux troncs pédieux. On remarque ici, pour la première fois, une sorte d'infiltration, entre les cellules ectodermiques du pied, de la substance sécrétée par la glande ; on reconnaît au milieu une traînée plus large que l'on pourrait regarder comme le conduit véritable de la glande ; mais, n'ayant jamais réussi à trouver sur aucune coupe des traces d'un canal allant de la glande à l'extérieur, l'étude de cette figure tend à me faire supposer que la sécrétion parvient au dehors et à travers de petits espaces ménagés entre les cellules de la région antérieure du pied. Un amas cellulaire, placé au-dessus de la glande pédieuse, appartient peut-être à l'œsophage, et plus vraisemblablement encore à cette portion de mésoderme qui doit produire les muscles et les cartilages du sac radulaire *s r*, placé sur cet amas cellulaire et au-dessous de l'intestin médian.

La figure 68 représente une coupe qui passe par la partie moyenne de la larve, dans cette région où se termine le sac radulaire ; cette coupe montre les différenciations subies, suivant les lieux, par les cellules ectodermiques. Au-dessous est le pied, complètement recouvert de cils vibratiles ; au-dessus et sur les côtés, la région *b r*, où doit apparaître la branchie, est également vibratile ; entre ces cellules et celles du pied, il en existe quelques autres dépourvues de cils. Au-dessus de la région branchiale *b r* et sur les deux côtés de la larve, sont situées plusieurs cellules munies de vacuoles où, ainsi que je l'ai dit plus haut, se forment les spicules ; c'est ainsi que, sur chacune des faces latérales de la larve, dans la partie postérieure du corps (fig. 63, *c*) et en avant du voile (fig. 63, *v a*), sont placées des rangées de cellules munies de vacuoles, et la position de ces cellules correspond bien à celle des spicules des Chitons complètement développés. Chez les Chitons, les bords du corps, les extrémités antérieure et postérieure, sont recouvertes de spicules et de plaques ; chez les Acanthochites, ces régions ne portent seulement que des spicules.

La forme de la larve vivante a été très bien décrite par C. Loven (1) ; nous la

---

*Loc. cit.*, p. 207, fig. 8 et 9.

reproduisons sur les figures 69 et 70. La larve de *Chiton Polii*, représentée par la figure 69, nullement comprimée, vient de sortir à peine des enveloppes ovulaires ; son corps est divisé par le voile *v* en deux moitiés inégales, l'une antérieure et l'autre postérieure ; la première, couverte de cils vibratiles, est terminée par une houppe de cils plus allongés formant une sorte de flagellum. La région postérieure, vue d'en haut, est divisée par six plis en sept régions qui correspondent chacune à une plaque de la coquille des Chitons ; je mets à part la région céphalique située en avant du voile. On aperçoit par transparence, à la hauteur du premier pli, les yeux *a* placés sur la face ventrale ; les cils vibratiles recouvrent l'extrémité postérieure de la larve et les côtés du corps, mais ces derniers ne sont visibles que sur des embryons comprimés, à cause de leur position ventrale. Chez les *Chiton Polii* de Marseille, les cellules situées sur les parties relevées des plis dorsaux, renferment un pigment brunâtre, marron.

La figure 70 montre une larve semblable à celle de la figure 69, mais comprimée ; elle indique la position des spicules, situés sur les côtés de la larve, vers l'extrémité antérieure et l'extrémité postérieure du corps. Ils occupent toute la face dorsale des côtés de la larve, et apparaissent comme de petits bâtonnets *sp*, encore renfermés dans leurs cellules mères sur la figure 70, mais qui ne tardent pas à en sortir et à proéminer à l'extérieur. On a déjà vu, sur les figures 67 et 68, ces cellules mères munies de leurs vacuoles dans lesquelles naissent les spicules; seulement, sur ces préparations dessinées, les spicules ont été dissous par les réactifs et ont disparu sans laisser de traces. Ainsi constituées, les larves de *Chiton Polii* vaguent pendant quelque temps ; ce temps est très variable, car les unes se fixent quelques heures, les autres quelques jours, après leur sortie de l'œuf ; et même, si, peu après le moment de leur fixation, on les détache, elles se remettent à nager au moyen de leur voile et de leur pied ; seulement, lorsque le voile a disparu, elles ne peuvent plus se soulever et il ne leur est possible que de ramper. Le voile persiste plus longtemps chez les *Chiton Polii* de Sébastopol, puisqu'il existe encore chez les larves munies des sept grandes plaques de leur coquille.

J'ai dessiné, sur la figure 71, une coupe longitudinale d'un jeune Chiton pourvu de sept plaques, mais ayant en surplus conservé son voile ; cette coupe est assez semblable à celle de la figure 63 ; les organes internes sont disposés de la même manière, avec cette différence cependant qu'ils sont plus allongés, et que le sac radulaire renferme des crochets en assez grand nombre. L'intestin pousse un petit cœcum *co* qui est peut-être la première apparition du foie ; l'œsophage montre aussi un petit enfoncement *e* qui persiste chez les Chitons adultes sous forme d'une poche renfermant une papille ; je n'ai pas vu, sur cette coupe, la réunion de l'intestin avec le rectum, mais j'ai observé un enfoncement ectodermique *er*, dirigé vers l'intestin, qui deviendra sans doute le rectum. La glande pédieuse

*g*, toujours bien développée, me paraît cependant plus petite, toutes proportions gardées, que dans les stades antérieurs ; sa région antérieure, tournée vers l'extrémité antérieure du pied, s'y termine entre les cellules pédieuses.

La face dorsale est bien différente de celle des larves parvenues au stade représenté sur la figure 63 ; on y voit sept grands enfoncements qui correspondent aux plaques dissoutes par les réactifs acides. La cuticule qui les recouvre est divisée en deux couches superposées ; la couche externe *c e*, étendue sans interruption depuis le voile *v* jusqu'aux cellules postérieures *c*, où elle se termine dans une couche gélatineuse épaisse renfermant des restes de spicules dissous, est épaissie de place en place, *d*, en avant de chaque plaque; la couche interne *c i*, que j'ai observée seulement sur les segments 2, 3, 4, apparaît comme des cavités aplaties, vides, représentant peut-être l'espace occupé par les spicules calcaires dissous. J'ai indiqué la terminaison postérieure de la cuticule ; elle cesse en avant sur les cellules du voile, mais à un stade plus développé (fig. 73) ; lorsque le voile a disparu, elle avance jusque dans la couche gélatineuse qui entoure la base des spicules céphaliques *s p*. Les deux figures 71 et 73 démontrent également de quelle manière disparaissent les cellules du voile ; déjà, sur la figure 71, elles sont dépourvues de noyaux et renferment un petit nombre de granulations ; puis les cellules spiculaires céphaliques *s p* et celles qui forment la première plaque de la coquille s'avancent au-devant les unes des autres et se réunissent sous le voile ; lorsque l'union est accomplie, les cellules du voile tombent, et la cuticule se prolonge jusque dans la région *s p*.

En examinant les coupes transversales d'un pareil stade (fig. 72), on retrouve les relations déjà indiquées lors des stades antérieures, sauf l'aspect de la cuticule. Toute la face dorsale du corps est recouverte par la cuticule externe *c e*, qui descend sur les côtés et s'y termine dans une couche gélatineuse *c g* renfermant la base des spicules ; cette couche est tout-à-fait semblable à celle qui, sur les figures 71 et 73, est située vers les extrémités antérieure et postérieure du corps. Ainsi, la couche cuticulaire entière revêt la face dorsale entière du corps, se rattache sur tout son pourtour à la substance gélatineuse qui entoure les côtés, et forme en avant de chaque plaque un épaississement *d* (fig. 71). Au-dessus de la couche externe en est placée une autre immédiatement accolée aux cellules ectodermiques dorsales, et qui correspond sans doute à cette couche interne *c i* de la figure 71. Les premières traces de la formation des coquilles consistent donc en ces couches cuticulaires qui apparaissent chez les larves encore entourées des enveloppes ovariennes. Les premiers dépôts calcaires consistent en spicules développés sur les côtés et les deux extrémités de la larve ; nous savons que ces spicules naissent dans des vacuoles, sont d'abord renfermés en entier dans l'intérieur de la cellule, puis une extrémité sort au dehors tandis que l'autre reste toujours interne ; ensuite

lorsqu'une couche cuticulaire épaisse apparaît sur les flancs du jeune Chiton, les spicules abandonnent entièrement leurs cellules-mères, pénètrent dans la cuticule, et y persistent (*sp*, fig. 73).

Telle est l'origine des dépôts calcaires qui garnissent les bords du corps des Chitons ; quant à ceux qui constituent les plaques dorsales de la coquille, je les ai vus se former de deux manières différentes. Ordinairement (fig. 74), sept petites plaques calcaires *p l* naissent en avant des segments dorsaux, une plaque par segment; chacune d'elles est constituée par la réunion de petites plaquettes secondaires ; ces dépôts sont à peine visibles sur les segments 5 et 7, formés de trois petites traînées sur le segment 3. La figure 75 représente un embryon du même stade, seulement les plaques calcaires sont plus grandes, et prolongées en arrière à la manière d'un croissant.

Je n'ai observé le second mode de formation que sur une seule larve de *Chiton Polii*, dont le voile était déjà tombé et qui ne portait pas encore des spicules. Sur toute la longueur du bord antérieur du premier segment, immédiatement en arrière de la région où est situé le voile, on distinguait une rangée de très petits granules, occupant la face dorsale entière; dans le second pli, en arrière des yeux, on reconnaissait trois groupes de ces granules ; les cinquième et sixième segments étaient représentés par deux séries semblables, tandis que le septième ne portait seulement que deux petits granules sur le côté gauche. La figure 76 représente cette formation des plaques par la coalescence de granulations calcaires ; les embryons des figures 74 et 76 sont les plus jeunes sur lesquels j'ai pu voir l'origine de la coquille.

Les figures 77 et 78 montrent des stades plus avancés. L'embryon de la figure 77, plus régulière, est entièrement entouré de spicules ; deux cellules du voile *v* persistent encore en avant, et cette présence démontre bien que le voile disparaît seulement après que son rôle est fini. La première plaque de la coquille est composée par la juxtaposition sur la ligne médiane de deux moitiés égales, à contours ondulés, échancrées en avant et en arrière ; il en est de même pour la deuxième plaque ; les deux moitiés des troisième, quatrième et cinquième, sont tout-à-fait soudées l'une à l'autre. La 4ᵉ plaque est intéressante en ce sens que son bord postérieur porte un grand nombre d'échancrures ; ces échancrures montrent, ce me semble, la direction d'accroissement des plaques ; cet accroissement procède d'avant en arrière, et la formation des spicules étant plus abondante en certains points qu'en d'autres, ceux-ci restent vides un certain temps et apparaissent comme des échancrures de la plaque. Les moitiés des 6ᵉ et 7ᵉ plaques sont encore éloignées l'une de l'autre, et même la 7ᵉ est constituée par trois parties. On observe sur toutes les plaques ces échancrures *t* caractéristiques des jeunes coquilles de Chitons.

La figure 78 représente un autre mode de formation des plaques ; je ne veux

pas le décrire en détail, et je crois suffisant de le figurer ; de même que sur la larve de la figure 76, je n'ai pas trouvé de spicules.

Sur la figure 79, on voit un stade encore plus avancé de la formation des coquilles ; les sept plaques recouvrent la face dorsale du jeune Chiton ; les côtés du corps sont tapissés par une couche cuticulaire ou chitineuse dans laquelle les spicules sont enfoncés par leur base tandis que leur sommet proémine au dehors. La forme des plaques se rapproche beaucoup de celle des plaques des adultes ; leurs bords latéraux et postérieurs sont échancrés, tandis que la première plaque l'est sur tout son pourtour. Je crois que ces échancrures des plaques en voie d'accroissement ne sont pas toujours les mêmes, les premières formées disparaissent pendant qu'il en vient d'autres ; ainsi, les plaques 3 et 4 portent vers leur bord postérieur une rangée de petits trous qui correspondent à des échancrures en voie de comblement rapide, pendant que de nouvelles apparaissent sur le bord même.

La figure 80 montre un petit *Chiton Polii* de Marseille déjà complètement formé, muni de ses sept plaques dont les échancrures d'accroissement sont encore visibles sur les bords de la coquille prise dans son ensemble ; l'animal est complètement entouré par la cuticule qui renferme les spicules. En examinant à un fort grossissement (fig. 81) un des bords de la première plaque, on remarque les échancrures d'accroissement, la couche cuticulaire et les spicules qu'elle supporte d'une manière si étrange ; leur position et la facilité avec laquelle ils se détachent me font croire qu'ils sont peut-être des spicules embryonnaires, et qu'il se forme plus tard de nouveaux spicules qui persistent toujours. C. Loven (1) décrit très exactement l'apparition de la coquille chez les *Chiton cinereus* H. et F. ; il a également observé que sept plaques seulement se forment dès l'abord, et que la huitième ne vient que plus tard ; il décrit aussi les deux trous de chaque plaque et les compare aux incisures latérales de Middendorf ; il dit de même que l'apparition des spicules latéraux est assez irrégulière, et il exprime l'opinion qu'il ne faut pas les confondre avec les formations qui apparaissent plus tard le long du bord du manteau.

J'ai essayé, pour voir la formation de la coquille, de fixer des larves en voie de transformation et de jeunes Chitons par l'acide osmique, de les colorer avec le carmin, et de les couper. Les figures 82 et 83 représentent une coupe longitudinale et une coupe transversale d'une larve de *Chiton Polii* en voie de transformation. J'ai seulement dessiné sur la figure 82 la face dorsale de la larve, et on y distingue déjà les sept plaques calcaires de la jeune coquille, placées dans des dé-

---

(1) C. Loven, *loc. cit.*, p. 209.

pressions de l'ectoderme et séparées par des saillies composées de deux ou trois cellules, qui renferment des bâtonnets pigmentaires noirs placés au-dessus du noyau. Les plaques calcaires sont produites dans chaque enfoncement par deux ou trois cellules, deux dans le 7^e^ segment et trois dans le 3^e^, sur la figure 82 ; plus tard, le nombre des cellules qui forment la coquille augmente, toutes les cellules dorsales y prennent part, mais cette quantité est toujours beaucoup plus petite que chez les *Chiton Polii* de Sébastopol; le nombre des cellules qui sont situées au-dessous de chaque plaque atteint douze ou seize chez ces derniers, sur une coupe longitudinale, tandis que l'on en trouve seulement quatre ou cinq chez les *Chiton Polii* de Marseille transformés.

En avant et en arrière de la coquille sont placées les régions où se développent les spicules ; lorsque la coquille est complète, ces régions spiculaires sont déjetées sur le bord, vers la face ventrale, et c'est ainsi que la région antérieure, la tête de la larve, forme le face ventrale de la tête du Chiton adulte ; on peut ainsi regarder ces régions (*p*, fig. 71 ; *va*, fig. 63) larvaires comme correspondant aux bords du corps de l'adulte.

J'ai également fait des coupes transversales de ce stade, et celle que je représente par la fig. 83 passe par les yeux ; ceux-ci sont constitués par du pigment condensé autour d'un noyau central plus clair, et sont placés presque en entier sur les nerfs latéraux ou branchiaux. Plusieurs spicules en voie de formation *sp* sont situés sur les côtés du corps ; la face dorsale est recouverte par une couche granuleuse assez épaisse qui montre encore sa séparation des cellules sous-jacentes, et paraît ainsi produite par une transformation de la périphérie des cellules dorsales. Je n'ai pu voir la double couche cuticulaire sur les larves traitées par l'acide osmique, comme on la voyait sur celles traitées par l'acide chromique, qui dissolvait toute la substance calcaire.

La coupe de la figure 84 est pratiquée dans la même région que celle de la figure 83, mais chez un Chiton complètement formé et qui possédait une épaisse couche calcaire. La position des yeux, devenus ici sous-cutanés, est intéressante ; une couche pigmentaire entoure un noyau clair comme chez les larves, mais ces yeux sont placés sous la peau et sur le nerf branchial. L'épithélium ectodermique placé au-dessus de ces yeux présente certaines modifications qui sont peut-être en rapport avec les fonctions de l'ocelle ; ces cellules sont plus minces, plus allongées que leurs voisines, leur aspect est différent, et elles forment par leur réunion un corps bien limité ; il me paraît possible que ces cellules jouent un certain rôle dans la transmission des rayons lumineux aux ocelles, et remplissent peut-être la fonction d'une cornée. La facilité avec laquelle on distingne les noyaux de la glande pédieuse est une nouvelle particularité des figures 83 et 84 ; tandis qu'ils étaient à peine visibles sur les coupes traitées par l'acide chromique et décrites ci-dessus,

ils se colorent avec une grande netteté après la fixation par l'acide osmique ; mais, par contre, la substance sécrétée et le protoplasma des cellules restent incolores.

Pour suivre le sort réservé à cette glande, je l'ai étudiée sur de petits Chitons, et la figure 85 montre une coupe longitudinale d'un jeune Chiton âgé, à ce que je crois, au moins d'une année ; la glande pédieuse est très nettement circonscrite, et débouche dans le même endroit que chez la larve et les embryons en voie de transformation. La partie antérieure de la coupe est seule représentée sur la figure ; on constate entre les organes les mêmes relations que sur les figures 71 et 72, avec cette différence que le petit enfoncement *e* de la figure 71 est devenu un cœcum volumineux dont le fond soulevé *f* est couvert de cils vibratiles. Au-dessus est placé le commencemment du sac radulaire *s r* soutenu par une plaque cartilagineuse *c a*. On voit, vers l'extrémité antérieure de la glande qui cesse en avant de la région du pied munie de cils vibratiles, de petits globules *g s* engagés entre les cellules ectodermiques et qui présentent quelque ressemblance avec la substance sécrétée par la glande. Cette extrémité du pied où se termine la glande est recouverte par une couche de substance semblable à une cuticule ; je n'ai pu retrouver cette glande chez les individus un peu plus grands déjà, munis d'organes génitaux, et, dans le cours de mes études, je n'ai pu l'observer chez les jeunes d'autres espèces de Chitons. Le D^r^ Bella Haller ne la mentionne pas chez les *Chiton siculus*, Gray, qui sont les *Chiton olivaceus* de Monterosato, bien que la larve en possède une ; je suis donc forcé de considérer cette glande comme un organe embryonnaire, destiné à disparaître.

Les jeunes *Chiton Polii* de Marseille et de Sébastopol, peu après leur transformation, ne portent encore que sept plaques, et c'est seulement plus tard qu'il en apparaît une huitième. Je n'ai pu réussir à me procurer de jeunes *Chiton Polii* de Marseille munis de leur huitième plaque, mais je l'ai pu à Sébastopol, car elle apparaît plus vite chez les individus de cette région ; la figure 86 en représente un qui en possède le rudiment. En outre, on constate la présence de plusieurs trous dans les plaques ; nous avons déjà vu deux de ces trous chez les *Chiton Polii* de Marseille (fig. 80), mais chez les individus de Sébastopol, chaque plaque porte six trous lorsqu'apparaît le huitième segment. Les premiers formés, *a a*, les plus grands sont allongés ; en outre, deux autres *b b* sont situés sur le bord de la coquille, et les plus petits *c c* sur la partie antérieure de chaque plaque.

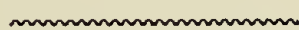
Si la huitième coquille apparaît bien tard chez les *Chiton Polii*, elle existe par contre dès la transformation de la larve chez les *Chiton olivaceus* ou *siculus* de Gray. D'après Loven (1), il apparaît d'abord sept plaques chez les *Chiton cinereus*,

---

(1) C. Loven, *loc. cit.*, pl. IX, fig. 13.

et la huitième ne vient que plus tard ; ainsi il en dessine un commencement sur le jeune individu de la figure 13.

J'arrête ici l'exposé de mes observations sur l'embryogénie des Chitons. On saisira aisément les points principaux et je crois pouvoir me dispenser d'insister spécialement par des considérations générales.



# EXPLICATION DES FIGURES.

## PLANCHE I.

Fig. 1. Enveloppe de l'œuf du *Chiton Polii* de Marseille.

*h*, pièce hexagonale basilaire; *pr*, prolongement prismatique avec des stries parallèles. Grossissement 340/1.

Fig. 2. Enveloppe de l'œuf du *Chiton lœvis var. Doriæ.*

*h*, pièce hexagonale basilaire; le centre de cette pièce, au-dessus de laquelle s'élève le prolongement bifurqué *pr*, est soulevé en forme de verre de montre. Gross. 340/1

Fig. 3. Enveloppe de l'œuf du *Chiton olivaceus*, Spengler.

*h*, hexagone basilaire; *pr*, prolongement vu par dessus.

*c*, pointe centrale la plus élevée. Gross. 340/1.

Fig. 3'. Le même prolongement vu de profil. — 340/1.

Fig. 4. *Chiton Polii* de Sébastopol. Huit sphères de segmentation :

*a*, *a'*, *a''*, *a'''*, les grandes sphères inférieures.

*b*, *b'*, *b''*. *b'''*, les sphères supérieures plus petites.

*gd*, globules de direction. Gross. 170/1

Fig. 5. Le même stade vu de profil.

*a*, *a'''*, les sphères inférieures.

*b''*, *b'''*, sphères supérieures. Gross. 170.

Toutes les figures suivantes, jusqu'à la figure 51, pl. V, se rapportent au *Chiton Polii* de Marseille.

Fig. 6 et 7. Œuf de *Chiton Polii* de Marseille. Les lettres ont la même signification que sur les figures précédentes.

*c c*, nouvelle série de sphères naissant entre les sphères *a* et *b*.

La sphère *c* n'est pas encore complètement détachée de la sphère *a*; la sphère *c'* est déjà indépendante. Gross. 170.

Fig. 8, 9 et 10. Stade de 16 cellules ou sphères. Les lettres gardent la même signification que plus haut.

Fig. 8. Œuf vu d'en bas avec la série *a* des sphères inférieures et la série *c* des petites sphères intermédiaires. Gross. 170.

Fig. 9. Même œuf vu d'en haut. Série *b* des sphères supérieures.

*c e*, *c' e'*, *c'' e''*, *c''' e'''*, nouvelles séries de sphères intermédiaires.

Fig. 10. Même œuf, de profil, montrant clairement la disposition des nouvelles sphères intermédiaires.

Fig. 11, 12 et 13. Stade de 22 cellules de segmentation.

Fig. 11. Œuf vu par sa face inférieure.

Fig. 12. Œuf vu par en haut. Les cellules *g g* caractérisent ce stade et semblent provenir de la division des cellules *b*.

Fig. 13. Œuf vu de profil, ne différant du stade figure 10, que par la présence des cellules de la série *g*.

Fig. 14, 15 et 15'. Stade de 40 cellules.

Fig. 14. Face inférieure.

Les huit cellules *h* et *h'* sont intercalées entre les cellules de la série *a*.

On voit aussi les cellules intermédiaires de la série *c*.

Fig. 15. Face supérieure.

Les cellules *g* sont maintenant au nombre de huit. On voit aussi les cellules *c*, *e*, *e'*.

Fig. 15'. Profil. Entre les cellules de la série *a* et de la série *b*, on voit déjà quatre cellules *c c*, *e e*.

Fig. 16. Coupe transversale d'un œuf voisin du stade à vingt ou vingt-deux cellules. Les lettres sont les mêmes que pour les figures 12 et 13. L'existence des cellules *d*, *d'* et *x* s'explique soit par une certaine obliquité de la coupe, soit par une division plus précoce des cellules *a*. Gross. 310.

## PLANCHE II.

Les figures 17, 18, 19, 20, 21 et 22, montrent la formation de la gastrula.

Fig. 17. Face inférieure. Au centre on distingue l'enfoncement, en arrière les quatre grandes cellules *l*, *k*. Gross. 310.

Fig. 18. Face supérieure. Les grandes cellules *b b* entourent les petites cellules *g g* qui occupent le centre. Gross. 310.

Fig. 19. Coupe du même stade. Mêmes lettres que pour les stades précédents. Gross. 285.

Fig. 20. Coupe correspondant au stade fig. 17 et menée dans la région antérieure.

*ec*, ectoderme.

*en*, endoderme.

*b*, blastopore. Gross. 285/1.

Fig. 21. Coupe du même stade, dans la région moyenne.

Fig. 22. Coupe dans la région postérieure. 285/1.

Fig. 23. Gastrula complètement formée. Gross. 165/1.

Fig. 24. Coupe longitudinale d'une Gastrula.

*v*, cellules du voile.

*b*, blastopore. Gross. 285/1.

Fig. 25. Coupe longitudinale d'une Gastrula plus avancée.

*m*, l'une des grandes cellules endodermiques indiquant le côté dorsal de l'embryon.

*m'*, cellules presque complètement recouvertes par l'endoderme.

*v v*, cellules du voile. Gross. 285/1.

Fig. 26. Coupe menée dans le même embryon et dans une région voisine.

Les cellules *m* et *m'* des deux figures semblent être des coupes des mêmes éléments. Gross. 285.

Fig. 27. Coupe horizontale et longitudinale dans la région frontale d'un embryon au même stade

*m*, les deux grandes cellules endodermiques.

*b*, léger enfoncement du bord du blastopore. Gross. 285.

Fig. 28. Coupe longitudinale dans un embryon plus avancé. Le blastopore est un peu rejeté vers la face ventrale.

*a a'*, cellules ectodermiques.

*m*, grande cellule ectodermique presque complètement enfoncée en dessous de l'endoderme.

*m'*, cellule probablement mésodermique, à moins qu'elle n'indique la coupe d'un bout de cellule. gross. 285/1.

## PLANCHE III.

Fip. 29. Coupe longitudinale.

*v*, cellules du voile.

*c*, endoderme s'enfonçant dans la partie postérieure de l'embryon qui se façonne en ce moment.

*a a'*, les dernières cellules ectodermiques. Gross. 285.

Fig. 30. Embryon de 10 heures, vu de face.

*v*, le voile.

*b*, le blastopore. Gross. 170/1.

Fig. 31. Le même embryon vu de profil.

*b*, blastopore.

Fig. 32, 33, 34, 35 et 35. Coupes de l'embryon représenté figure 30.

Fig. 32. Coupe transversale du bout postérieur, passant seulement dans l'ectoderme de telle sorte qu'on ne voit que les noyaux des cellules de cette couche.

Fig. 33. Coupe transversale un peu plus éloignée du bout postérieur. Cette coupe passe par le sillon *s* qui conduit vers le blastopore.

*m*, les cellules mésodermiques.

Fig. 34. Coupe passant par le blastopore déjà très éloigné du bout postérieur.

*m, m'*, cellules mésodermiques.

*b*, blastopore.

Fig. 35. Coupe passant entre le blastopore et le voile.

On ne voit que les cellules de l'endoderme *en* et de l'ectoderme *ec*, sans aucune trace de cellules mésodermiques. Les contours des cellules étaient cependant d'une extrême netteté sur cette coupe.

Fig. 36. Coupe encore plus antérieure et passant par le voile.

*v*, voile.

*en*, endoderme.

Contours des cellules extrêmement nets sur la préparation.

Fig. 37. Coupe oblique du même stade, passant par le blastopore *b* et par les cellules de la partie dorsale du voile, *v*.

Dans les parois du blastopore, on voit une grande cellule mésodermique *m* et une petite cellule mésodermique *m'*.

Fig. 38. Embryon de douze heures. Le blastopore n'est pas encore très éloigné du bout postérieur. Gross. 285.

Fig. 39. Embryon de quatorze heures.

*b*, blastopore plus voisin du voile et plus éloigné du bout postérieur. Gross. 285.

## PLANCHE IV.

Fig. 40. Coupe longitudinale de l'embryon représenté figure 38.

*b*, blastopore.

*v*, cellules du voile.

*p*, ouverture de l'œsophage dans l'intestin. Grossissement 285.

Fig. 41. Coupe de l'embryon de quatorze heures.

*b*, blastopore. Grossissement 285.

Fig. 42, 43, 44, 45, 46. Coupes transversales d'un embryon de douze heures dans une direction oblique suivant la ligne *b e* de la figure 41. Grossissement 285.

Fig. 42. Coupe du bout antérieur.

*v*, cellules du voile.

Fig. 43. Coupe suivante.

*v*, cellules du voile.

*en*, endoderme.

*œ*, bout antérieur de l'œsophage,

*m*, cellules mésodermiques.

Fig. 44. Coupe suivante. Le canal est apparent dans l'œsophage.

Fig. 45. Coupe suivante passant par le blastopore.

*p*, point où l'œsophage s'ouvre dans l'intestin (= fig. 40, *p*).

Fig. 46. Coupe encore plus en arrière. A la place de l'œsophage on voit un cercle de cellules *s r*, représentant le prolongement postérieur de l'œsophage ou sac radulaire.

Fig. 47. Embryon de seize à dix-huit heures dans lequel l'ouverture buccale est à peine visible. Les embryons de ce stade sont très aplatis. Grossissement 165.

Fig. 48, 49 et 50. Coupes transversales de cet embryon et différant des précédentes par le groupement des cellules mésodermiques. Grossissement 285.

Fig. 48. *b*, ouverture buccale.

*œ*, œsophage.

*m*, cellules mésodermiques.

*v*, cellules du voile dont la présence, seulement au côté dorsal, indique que la coupe est un peu obliqne.

Fig. 49. Coupe suivante.

*s r*, sac radulaire.

*m*, cellules mésodermiques.

Fig. 50. Coupe faite plus en avant que la précédente.

Le mésoderme *m*, atteint un grand développement et forme un triangle de chaque côté de l'endoderme.

*e c*, ectoderme dont les noyaux commencent à proliférer dans la partie ventrale.

## PLANCHE V.

Toutes les figures de cette planche se rapportent au *Chiton Polii* de Sébastopol.

Fig. 51. Coupe longitudinale.

*en*, endoderme.

*œ*, œsophage avec le sac radulaire *s r*.

*b*, bouche.

*m*, mésoderme.

*c*, cavité du corps.

*g*, glande pédieuse.

*v*, les deux cellules du voile. Grossissement 285.

Fig. 52. Portion du même embryon. Épaississement de l'ectoderme au point où se forme la glande pédieuse.

*c*, petite cavité qui semble s'ouvrir à l'extérieur.

*v*, cellules du voile montrant la structure caractéristique. Grossissement 670/1.

FIG. 53. Embryon un peu plus avancé que celui représenté par la figure 51. La glande pédieuse *g* semble plus développée. Grossissement 285.

FIG. 54. Glande pédieuse du même embryon, dessinée d'après une coupe voisine et sous un plus fort grossissement, 670/1.

Les six figures suivantes (55-60) se rapportent à des coupes dans le même embryon. Grossissement 285/1.

FIG. 55. Coupe dans la région antérieure, en avant du voile.

*c l*, cellules ectodermiques ; *c*, cellules ectodermiques enfoncées.

*n*, épaississement de l'ectoderme indiquant les troncs nerveux.

*m o*, feuillet interne du mésoderme s'appliquant sur l'œsophage.

*mp*, feuillet externe du mésoderme s'appliquant sur l'ectoderme.

*œ*, œsophage.

*en*, endoderme.

FIG. 56. Coupe passant par le voile et dans une position anormale, par suite des nécessités de la gravure. L'orientation peut être aisément rétablie. L'œsophage est coupé en deux points *œ*, *œ*.

*n* et *n'*, cellules ectodermiques disposées sous les cellules du voile.

FIG. 57. Coupe plus éloignée du bout antérieur, passant par la glande pédieuse *g*, encore unie à l'ectoderme

*s r*, sac radulaire vu dans son bout postérieur.

*q*, petite cavité au-dessus de l'intestin.

*n* et *n'*, ébauche des troncs nerveux, pédieux et branchiaux.

FIG. 58. Coupe encore plus postérieure.

*g*, fond de la glande pédieuse ; les autres lettres se rapportent aux parties désignées dans la figure précédente.

## PLANCHE VI.

FIG. 59. Coupe encore plus éloignée de la région antérieure et passant par la cavité *c*

FIG. 60. Coupe dans le bout postérieur.

*l*, ligne divise le mésoderme en deux feuillets.

*n'''*, formation probable du ganglion caudal.

FIG. 61. Coupe d'un embryon plus avancé dans son développement. Elle est faite de manière à présenter en haut la région du voile.

*n* et *n'*, troncs nerveux déjà détachés de l'ectoderme et se trouvant sur la limite, entre ce feuillet et le mésoderme.

*s r*, sac radulaire.

*g*, glande pédieuse avec son produit excrété dans la partie centrale. Grossissement 285/1.

FIG. 62. Embryon plus âgé. Les troncs nerveux sont entourés complètement par le mésoderme ; la substance sécrétée par la glande pédieuse est plus abondante.

FIG. 63. Coupe longitudinale d'une jeune larve encore contenue dans les enveloppes du chorion.

1, 2, 3, 4, 5, 6 et 7, plis dorsaux dans lesquels se forment les valves de la coquille actuellement couvertes par une couche cuticulaire à double contour dans les plis 2 — 5.

*v*, cellules du voile.

*v a*, cellules de la tête de la larve pleines de vacuoles.

*c*, cellules dorsales postérieures placées en avant de la dernière coquille et pleines de vacuoles.

*g c*, ganglion céphalique.

*g b*, ganglion caudal.

*b*, la bouche.

*c o*, cellules antérieures de l'œsophage.

*en*, commencement des cellules de l'endoderme.

*sr*, sac radulaire.

*e*, petit refoulement de la portion inférieure et postérieure de l'œsophage.

*g*, glande pédieuse. 285/1.

Les figures 64, 65, 66, 67, 68 se rapportent à des coupes transversales successives d'une même jeune larve de Chiton.

Fig. 64. Coupe transversale du bout antérieur.

*gc*, ganglion céphalique.

*c*, partie cellulaire.

*f*, partie fibreuse de ce ganglion. Grossissement 165/1.

Fig. 65. Coupe plus éloignée du bout antérieur.

*œ*, œsophage.

*c*, les troncs nerveux naissant du ganglion céphalique et commençant à se dédoubler. Grossissement 165.

Fig. 66. Coupe dans la région du voile.

*b*, portion buccale de l'œsophage

*n n'*, troncs nerveux déjà dédoublés. Grossissement 200/1.

Fig. 67. Coupe encore plus postérieure, mais assez rapprochée cependant du bout antérieur pour présenter de chaque côté les cellules du voile *v v*.

*s r*, sac radulaire.

*n n'*, les troncs nerveux.

*g*, glande pédieuse dont le produit s'infiltre entre les cellules du bout antérieur du pied.

*c*, cuticule. Grossissement 200/1.

Fig. 68. Coupe de la région moyenne du corps vue sous un plus fort grossissement pour montrer sur les flancs des cellules à vacuoles *va*.

*br*, région vibratile ou branchiale Grossissement 285/1.

Fig. 69. Larve errante du *Chiton Polii* de Marseille.

*a*, yeux.

*v*, voile. Grossissement 125/1.

*sp* (fig. isolée), trois spicules de cette larve sous un fort grossissement, 310/1.

## PLANCHE VII.

Fig. 70. Larve semblable à celle de la figure 69, mais vue sous le compresseur de manière à montrer les spicules figurés grossis en *sp*, dans le bas de la planche précédente. Ces spicules sont abondants principalement le long des flancs, sur la tête et sur le bout postérieur. Grossissement 125/1.

Fig. 71. Coupe longitudinale d'un *Chiton Polii* de Sébastopol transformé et dont les valves sont dissoutes par l'acide.

1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, les diverses valves dorsales.

*c e*, cuticule extérieure.

*c i*, cuticule intérieure.

*d*, portion épaissie de la cuticule où se forment les nouveaux dépôts de la substance des coquilles.

*v*, cellules du voile.

*p*, cellules antérieures vacuolaires ayant produit leurs spicules

*c*, cellules vacuolaires postérieures avec leurs spicules.

*co*, plis de l'intestin moyen.

Les autres lettres comme dans la figure 51. Grossissement 285/1.

Fig. 72. Coupe transversale d'une larve de Chiton transformée. La coupe est relevée sur le flanc par suite des nécessités iconographiques. Le pied est à gauche.

*sp*, bords du corps, sur les flancs, recouverts par une couche chitineuse dans laquelle les spicules sont engagés.

*ce*, cuticule externe.

*ci*, cuticule interne. Grossissement 285/1.

Fig. 73. Bout antérieur d'un Chiton transformé ayant perdu les cellules du voile, et dont la cuticule *ce* de la première valve se continue avec la portion gélatineuse cuticulaire où sont engagés les spicules antérieurs *sp*.

2, seconde valve. Grossissement 285/1.

Les figures suivantes sont dessinées d'après le *Chiton Polii* de Marseille.

Fig. 74. Larve en voie de transformation.

*pl*, les plaques calcaires. Grossissement 170/1.

Fig. 75. Larve avec des plaques calcaires plus développées. Grossissement 170.

Fig. 76. Larve montrant le dépôt calcaire correspondant à l'apparition des valves. Absence complète de spicules et de cellules du voile. Grossissement 125/1.

Fig. 77. *v*, cellules du voile qui ne sont pas encore détachées.

*t*, formation des trous dans les coquilles.

*sp*, groupe de spicules antérieurs. Grossissement 125/1

Fig. 78. Les valves sont plus développées. Grossissement 125.

## PLANCHE VIII.

Fig. 79. Les valves sont encore plus développées et montrent en *t* les pores primaires de la coquille. Le long des bords d'accroissement on remarque des échancrures et de petits trous. Grossissement 170/1

Fig. 80. *Chiton Polii* de Marseille transformé. Les sept valves de la coquille occupent toute la face dorsale de l'animal. Les spicules sont rejetés sur le côté ventral. Grossissement 170/1.

Fig. 81. Bord antérieur du même Chiton vu sous un fort grossissement (510/1) pour montrer la forme des spicules et du bord d'accroissement des valves de la coquille.

Fig. 82. Coupe longitudinale d'un jeune *Chiton Polii* de Marseille, en voie de transformation.

Les numéros indiquent les valves de la coquille.

*sp*, groupe de spicules antérieurs.

*sp'*, groupe de spicules postérieurs.

*p*, points pigmentés sur les régions saillantes du dos.

L'embryon est traité par l'acide osmique. Grossissement 200/1.

Fig. 83. Coupe transversale d'une larve de *Chiton Polii* de Marseille, pour montrer la place des yeux.

*gr*, corps granuleux dans la cuticule déjà très épaissie.

*o*, yeux.

*sr*, sac radulaire.

*g*, glande pédieuse. Grossissement 285/1.

FIG. 84. Coupe transversale d'un *Chiton Polii* de Marseille transformé et muni d'une épaisse coquille. La coupe est faite dans la région des yeux.

*y*, yeux.

*c*, groupe de cellules en forme de cornée.

*cq*, coquille.

*g*, glande pédieuse dont les noyaux sont bien visibles.

*n* et *n'*, troncs nerveux.

La préparation est traitée par l'acide osmique. Grossissement 285/1.

FIG. 85. Coupe d'un *Chiton Polii* de Sébastopol déjà transformé et assez grand, mais encore dépourvu d'organes génitaux.

*cq*, première valve de la coquille.

*ch*, couche chitineuse contenant des spicules et dans laquelle plonge la première valve.

*gc*, ganglion céphalique.

*b*, bouche.

*sr*, sac radulaire.

*ca*, plaque cartilagineuse sous-radulaire.

*e*, poche de l'œsophage contenant une papille vibratile *f*.

*g*, glande pédieuse aboutissant en un point du pied *gs* où l'on distingue de petits globules. Grossissement 200/1.

FIG. 86. Jeune Chiton de Sébastopol montrant le rudiment de la huitième valve de la coquille 8.

*a a*, les deux premiers pores.

*b b*, les deux seconds.

*c c*, les plus petits trous des valves. Grossissement 165/1.

*Odessa, décembre* 1882.

# RECHERCHES

SUR

# L'HISTOLOGIE DES HOLOTHURIES

ANNALES
DU MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE DE MARSEILLE. — ZOOLOGIE
Tome Ier

MÉMOIRE N° 6

# RECHERCHES

SUR

# L'HISTOLOGIE DES HOLOTHURIES

PAR

M. Et. JOURDAN,

*Chargé d'un cours complémentaire de Zoologie et d'Histologie*
*à la Faculté des Sciences de Marseille.*



MARSEILLE
TYPOGRAPHIE ET LITHOGRAPHIE CAYER ET Cie
Rue Saint-Ferréol, 57.

1883

# RECHERCHES

SUR

# L'HISTOLOGIE DES HOLOTHURIES

## INTRODUCTION

Dans ces dernières années, les Oursins, les Astéries et les Ophiures ont été l'objet de nombreuses recherches. Les Holothuries seules étaient négligées; après les travaux de Semper, on ne pouvait, il est vrai, espérer des résultats bien nouveaux. Néanmoins, en parcourant l'ouvrage de l'éminent professeur de l'Université de Wurtzbourg, il nous a semblé que bien des questions histologiques n'avaient pas été résolues. Nous ne devions pas d'ailleurs être étonné de ces lacunes; car Semper, ayant eu pour but de faire connaître des espèces exotiques et pour la plupart nouvelles, ne pouvait s'arrêter à des détails d'anatomie générale.

Notre maître et ami M. le Professeur Marion nous engagea à reprendre l'étude des divers systèmes organiques, en nous arrêtant de préférence sur les nombreuses particularités histologiques que présente cette intéressante classe.

Le laboratoire de zoologie marine de Marseille nous fournissant des espèces variées et toujours en parfait état, il nous a été permis d'obtenir des résultats nouveaux et plus complets que ceux de quelques-uns de nos prédécesseurs.

Nous laisserons l'historique presque complètement de côté; les mémoires de

Semper et de Teuscher renferment en effet à ce sujet des renseignements que nous croyons inutile de reproduire dans ce travail.

Un très grand nombre de nos observations ont été faites sur l'*Holothuria tubulosa*, l'appareil digestif a été étudié seulement sur cette espèce. Pour la plupart des autres organes, nous avons étendu nos recherches à plusieurs genres; aux *Stichopus*, aux *Cucumaria* et à l'*Haplodactyla*. L'*Holothuria impatiens* nous a enfin permis d'étudier ces tubes aux fontions problématiques, connus des naturalistes sous le nom d'Organe de Cuvier.

# CONSIDÉRATIONS ZOOLOGIQUES

Avant d'exposer les résultats de nos observations anatomiques, nous croyons devoir donner la liste des différentes espèces d'Holothuries que nous avons rencontrées dans le golfe de Marseille. Nous ferons accompagner cette simple énumération d'espèces de quelques mots sur leurs particularités zoologiques et sur les lieux qu'elles habitent. Nous laisserons de côté la synonymie, nous ne pourrions la donner plus complète que celle du prodrome de Hubert Ludwig (1); nous y renvoyons le lecteur, ainsi que pour tout ce qui se rapporte aux renseignements bibliographiques.

## SYNAPTA DIGITATA, Muller.

Nous avons eu à notre disposition un seul individu de ce genre. Nous avons pu le rapporter sans peine au *Synapta digitata* de Muller. Cet individu était de petite taille et sans doute incomplètement développé. Nous l'avons trouvé dans de la vase rapportée par les pêcheurs au palangre et provenant de quatre-vingts à cent mètres de profondeur au large de Planier.

## CUCUMARIA PLANCI, Marenzeller.

Cette espèce est la plus commune du genre, on la trouve dans tous les fonds vaseux du golfe entre quarante et soixante mètres.

## CUCUMARIA PENTACTES, Forbes.

Habite les mêmes fonds que l'espèce précédente, s'en distingue facilement par sa couleur plus sombre. Elle est toujours représentée par un plus petit nombre d'individus.

---

(1) *Die Echinodermen des Mittelmeeres.* Prodomus einer monographischen Bearbeitung derselben von Dr Hubert Ludwig. (Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. I, 4.

### CUCUMARIA TERGESTINA, Sars.

On le trouve sur les limites des prairies de Zostères. La teinte est uniformément brun-marron. C'est l'espèce du golfe atteignant la plus grande taille.

### CUCUMARIA CUCUMIS, Sars.

Il vit à la côte, sous les pierres, à l'entrée du port de la Joliette. La région dorsale est brune. Sa face ventrale a une teinte beaucoup plus claire, quelquefois même elle est complètement blanche.

### CUCUMARIA MARIONI, Marenzeller.

Cette espèce est remarquable par sa petite taille et sa couleur blanche. On la prend, mais toujours en petit nombre sur les rhizomes des Posidonies, au nord de l'îlot de Tiboulen, à trente-cinq mètres de profondeur.

### PHYLLOPHORUS URNA, Grube.

On le trouve dans les fonds vaseux, surtout dans l'avant-port nord des bassins de la Joliette.

### HAPLODACTYLA MEDITERRANEA, Grube.

Nous avons pris deux individus de cette petite et curieuse espèce dans les fonds vaseux à *Sternaspis*, à soixante-cinq mètres de profondeur par le travers du cap Méjean.

### STICHOPUS REGALIS, Selenka.

Cette belle espèce est assez commune dans tous les fonds vaseux du golfe.

### HOLOTHURIA TUBULOSA, Gmelin.

C'est l'espèce la plus abondante dans les prairies de Zostères entre vingt et quarante mètres. Tous les individus ont la région ventrale plus claire que la région dorsale.

### HOLOTHURIA POLI, Delle Chiaje.

Un peu plus grande que la précédente, elle possède des téguments encore plus résistants, elle est hérissée de gros tubercules coniques. Les faisceaux

conjonctifs des parois de son corps sont plus nombreux que ceux de l'espèce précédente. Elle habite des régions différentes; en effet, tandis que l'*Holothuria tubulosa* est surtout nombreuse dans les prairies de Zostères, l'*Holothuria Poli* se rencontre de préférence parmi les cailloux, à la côte, dans la plupart des petites calanques du golfe. On la prend plus rarement dans les prairies de Zostères.

## HOLOTHURIA IMPATIENS, Gmelin.

Elle est très intéressante à cause de son organe de Cuvier. On la prend à la fois à la côte, dans les calanques de Morgilet et de Pomègue et près du Château-d'If dans les prairies de Zostères. Elle est beaucoup moins fréquente que les espèces précédentes. Sa forme et ses tubercules coniques rappellent complètement la figure donnée par Semper (1), mais la couleur est le plus souvent différente. L'*Holothuria impatiens* du golfe de Marseille est presque toujours d'un beau noir ; ce n'est qu'exceptionnellement qu'elle a une teinte plus claire. Nous ne croyons pas ce caractère suffisant pour nécessiter la création d'une espèce nouvelle.

On trouve encore dans les prairies de Zostères du golfe et à la côte, une espèce plus petite que l'*Holothuria tubulosa* et absolument noire, nous la rapportons avec doute à l'*Holothuria Forskalii*, Delle Chiaje, mais nous ne sommes pas certain de notre détermination.

---

(1) Semper. *Reisen im Archipel der Philippinen. Zweiter theil.* Bd. I. Holothurien. Pl. XXII.

# ETUDES HISTOLOGIQUES

## TÉGUMENTS

Chez tous les représentants de la classe des Holothuries, la structure fondamentale du sytème tégumentaire est la même; on trouve toujours, en allant de l'extérieur à l'intérieur, une couche épithéliale ou épiderme, une tunique conjonctive équivalente à un derme et enfin une couche de fibres musculaires circulaires. Nous décrirons encore comme dépendant des téguments, les cinq faisceaux musculaires longitudinaux qui correspondent aux zones ambulacraires.

Épiderme. La coucbe épithéliale externe est surmontée d'une mince cuticule à laquelle adhèrent le plus souvent des corps étrangers de différente nature. Immédiatement au-dessous, on distingue une zone claire et finement granuleuse, traversée par des lignes allant de la cuticule à la couche sous-jacente; celle-ci est entièrement constituée par des corps sphériques volumineux qui sont sans doute les noyaux de tout autant de cellules épithéliales (Pl. I, fig. 2). On remarque, en même temps, que l'espace entre ces noyaux est lui-même plus fortement granuleux. La forme de ces éléments épithéliaux est difficile à définir. Il est impossible de les comparer à une forme classique de cellules épithéliales; quelques-unes, celles de la couche profonde de l'épiderme, semblent réduites à leur noyau. La forme des autres rappelle celle d'une raquette dont le manche serait tourné vers la cuticule et dont l'extrémité libre serait quelquefois légèrement étalée au-dessous de celle-ci.

Ces cellules ne varient pas beaucoup avec les espèces. Celles de l'épiderme du Stichopus appartiennent également au même type. L'aspect de l'épiderme de ce genre diffère néanmoins sensiblement; sa surface est hérissée de petits mamelons qui correspondent à tout autant de corpuscules calcaires; la forme particulière de ces corpuscules explique l'existence de ces légères saillies. Parmi ces cellules épithéliales, on distingue des cellules glandulaires à mucus, reconnaissables à leur contour hyalin.

L'épiderme des Cucumaria est semblable à celui que nous venons de décrire,

il est seulement plus mince, les cellules qui le constituent étant beaucoup moins nombreuses et disposées suivant une seule couche. L'épiderme des Synaptes ou du moins celui du *Synapta digitata*, le seul que nous ayons examiné, ne présente aucune particularité remarquable.

Derme. — La couche sous-jacente, comparable à un derme, est constituée par du tissu conjonctif. Elle est très puissante dans certains cas et peut atteindre une épaisseur de six à huit millimètres dans les genres *Holothuria* et *Stichopus*. La structure de cette couche mérite d'ailleurs une étude attentive. Un examen superficiel à un faible grossissement laisse distinguer immédiatement deux zones encore plus nettement visibles sur les coupes provenant de pièces qui n'ont pas été traitées par les acides. Il est facile de remarquer dans ce dernier cas, que les corpuscules calcaires, chez les Holothuries proprement dites du moins, sont situés dans une zone de tissu conjonctif lâche, aréolaire, placée immédiatement au-dessous de l'épiderme (Pl. I, fig. 2 et 5 *cc*). Les corpuscules calcaires chez les espèces du genre *Holothuria* qu'il nous a été possible d'examiner, siègent dans cette région superficielle du derme; nous n'en avons jamais rencontré plus profondément si ce n'est autour des ambulacres. Sur les coupes provenant de pièces décalcifiées, on trouve à la place des corpuscules, des sortes d'aréoles vides. Les fibres conjonctives de cette région se colorent légèrement en rose par le picro-carmin, elles ne possèdent aucun caractère qui permette de les distinguer du tissu conjonctif sous-cutané des vertébrés.

Cette couche de tissu conjonctif lâche, renfermant les corpuscules calcaires et que nous appellerons région superficielle du derme, constitue à peine un sixième de l'épaisseur totale des téguments. La couche profonde du derme, qui donne aux téguments des Holothuries cette grande densité et cette résistance si remarquable, est constituée également par des éléments de même nature, mais disposés d'une manière bien différente. Les fibres conjonctives sont réunies ici en faisceaux volumineux et très denses, comparables par l'ensemble de leurs caractères aux faisceaux conjonctifs des tendons des vertébrés ; seulement ces faisceaux, au lieu d'être tous parallèles entre eux, sont ici entrecroisés dans toutes les directions et se groupent souvent eux-mêmes en faisceaux plus importants, de telle sorte que l'ensemble du derme des Holothuries peut être considéré anatomiquement comme étant constitué par une foule de petits tendons dépourvus de leur revêtement de cellules plates et formant un réticulum excessivement serré. Ces faisceaux tendineux sont soudés intimement par du tissu conjonctif lâche semblable à celui de la région superficielle du derme. On pourrait dire que dans la région profonde du derme que nous décrivons actuellement les faisceaux tendineux ont pris la place des corpuscules calcaires.

La nature fibreuse des éléments que nous venons de décrire ne saurait être considérée comme douteuse ; néanmoins la netteté de ces faisceaux est telle, leurs contours sont si bien marqués qu'on serait tenté de les prendre pour des fibres musculaires finement striées en long. La ténacité et l'élasticité de cette couche conjonctive pourraient également la faire regarder comme étant constituée par des fibres élastiques. Celles-ci, on le sait, possèdent des caractères bien tranchés et faciles à démontrer à l'aide des réactifs histologiques. Bien que par quelques-unes de leurs propriétés physiologiques, les faisceaux conjonctifs du derme des Holothuries se rapprochent des fibres élastiques, néanmoins l'ensemble de leurs caractères anatomiques les en éloigne complètement. Nous pouvons même dire que, dans le derme des Holothuries, nous n'avons jamais rencontré des éléments présentant les caractères du tissu élastique. Les faisceaux que nous venons de décrire n'offrent aucun des caractères de ce tissu, ils se colorent en rose par le picro-carmin, ils sont striés en long et disparaissent dans les solutions de potasse tout en résistant davantage que les fibres conjonctives des vertébrés.

Les fibres conjonctives constituent donc la charpente essentielle du derme des Holothuries ; on distingue cependant, outre ces éléments, des fibres et des cellules de différente nature, sur lesquelles nous devons nous arrêter un instant.

Nous notons d'abord la présence au milieu des fibres conjonctives, de nombreux noyaux appartenant sans doute aux cellules qui tapissent les faisceaux conjonctifs ; nous devons néanmoins avouer qu'il nous a été impossible de voir les contours et les rapports des cellules auxquelles appartiennent ces noyaux. L'épaisseur de la couche conjonctive, que nous venons de décrire, devait nous engager à employer les injections interstitielles, mais c'est en vain que nous avons mis cette méthode en usage, nos tentatives ont toujours échoué ; la présence de nombreuses fibres musculaires, dépendant des ambulacres et traversant le derme perpendiculairement à son épaisseur, nous semble suffisante pour expliquer les échecs que nous avons éprouvés. L'étude à l'aide des coupes et des dissociations nous autorise cependant à admettre que le tissu conjonctif des Holothuries possède une structure semblable à celui des vertébrés.

Il existe encore dans le derme, outre les éléments constituants du tissu conjonctif adulte, des cellules granuleuses à prolongements ramifiés (Pl. I, fig. 5), des corpuscules pigmentaires et des éléments cellulaires libres. On rencontre aussi des éléments nerveux ; nous les laisserons de côté, pour les décrire à propos du système nerveux périphérique.

Les cellules granuleuses à prolongements ramifiés sont des cellules de tissu conjonctif muqueux. Ces éléments abondent surtout dans la région superficielle du derme où ils pourraient être pris facilement pour des cellules nerveuses.

Les corpuscules pigmentaires sont abondants chez certaines espèces, plus rares

chez d'autres ; ils siègent aussi au-dessous de l'épiderme et offrent presque toujours une curieuse disposition. Ils sont rangés en série comme les grains d'un chapelet et accompagnent souvent les éléments nerveux périphériques. Ceux-ci peuvent exister cependant sans granulations pigmentaires, de même que l'on rencontre souvent des chapelets de corpuscules pigmentaires qu'il est impossible de considérer comme appartenant à des fibres nerveuses.

Les éléments cellulaires libres, placés entre les faisceaux conjonctifs, sont semblables aux cellules granuleuses de la cavité générale du système aquifère et circulatoire; nous croyons pouvoir les considérer comme étant de même nature, d'autant plus que nous aurons à signaler leur présence partout où nous rencontrerons du tissu conjonctif.

Ces cellules doivent jouer ici le même rôle que les cellules de la lymphe chez les vertébrés. Elles appartiennent surtout aux deux formes si curieuses que nous décrirons plus loin et qui ont été désignées par Semper sous les noms de cellules granuleuses et de cellules muqueuses.

La couche conjonctive se retrouve avec des caractères semblables aux précédents chez la plupart des genres. Nous l'avons étudiée chez le *Stichopus regalis*, le *Phyllophorus urna*, l'*Hoplodactyla musculus*, le *Synapta digitata* et enfin chez plusieurs espèces du genre Cucumaria. Dans tous les cas, la structure fondamentale est la même; mais le nombre plus ou moins grand des corpuscules calcaires apporte des modifications remarquables dans l'importance et les dimensions relatives des deux couches que nous avons décrites sous le nom de couche superficielle et de couche profonde du derme. La couche aréolaire, correspondant à la zone occupée par les corpuscules calcaires, est très développée chez les *Phyllophorus*, les *Synapta* et surtout chez les *Cucumaria;* ce fait est en rapport avec le volume et le grand nombre des corpuscules calcaires qui encroûtent les parois du corps de ce dernier genre. Le *Stichopus regalis* possède des téguments plus épais, mais moins résistants; la couche conjonctive est ici très homogène et sur les coupes, à l'œil nu, elle offre plutôt l'aspect du cartilage articulaire que du tissu fibreux. Les faisceaux conjonctifs qui la constituent sont moins volumineux que ceux des Holothuries, ils sont à peine striés longitudinalement et se réduisent, par la macération dans les solutions faibles d'acide picrique, en une sorte de gelée.

Couche musculaire. Tous les naturalistes connaissent les obstacles apportés par la grande contractilité de ces animaux à leur dissection. Ces mouvements intempestifs peuvent être si puissants que les Holothuries confinées dans une petite quantité d'eau ne tardent pas à expulser par l'anus non seulement le liquide qu'elles renferment, mais même leur tube digestif.

Ces contractions si puissantes sont dues à la présence d'une couche de fibres

musculaires situées immédiatement au dessous de la couche conjonctive et aux bandes musculaires longitudinales correspondant aux cinq zones ambulacraires. Les muscles longitudinaux se dédoublent dans les genres Holothuria et Stichopus. Ces deux systèmes de fibres musculaires, bien que três développés, seraient cependant insuffisants pour expliquer bien des particularités si l'on ne tenait compte en même temps de la présence des fibres musculaires des ambulacres. Ceux-ci possèdent un système musculaire très développé; les fibres dont nous voulons parler, ayant la direction des tubes ambulacraires, sont perpendiculaires aux parois du corps; elles tendent, par conséquent, à rapprocher la couche superficielle des téguments de la couche profonde, elles jouent ainsi le rôle de fibres rayonnantes et complètent le système musculaire tégumentaire.

La structure histologique des fibres musculaires des Echinodermes a donné lieu à des interprétations variées. Wagner, Siebold, Johannes Muller et Baur décrivent ces fibres comme dépourvues de stries. Valentin, de Quatrefages et Leydig signalent, au contraire, une striation transversale chez les Holothuries (1). Des travaux plus récents, mais s'adressant particulièrement aux Oursins, tendent à démontrer l'absence de stries transversales.

Nous avons étudié les fibres des faisceaux musculaires longitudinaux à l'aide de deux méthodes. La première avait pour but de fixer les fibres musculaires, pendant qu'elles étaient en extension forcée, à l'aide de l'acide osmique ou même simplement par la liqueur de Muller. Après un séjour de vingt-quatre heures dans l'eau distillée, les pièces ainsi traitées étaient dissociées dans le picro-carmin ou le carmin de Grenacher. En examinant alors dans la glycérine les fibres musculaires ainsi obtenues, voici ce que nous avons remarqué : la longueur de ces éléments est la première particularité qui attire l'attention, leurs dimensions sont telles qu'il est presque impossible d'obtenir une de ces fibres entière et complètement isolée; on aperçoit seulement des segments plus ou moins longs et en les suivant dans le champ du microscope, on remarque sans peine que ces fibres se terminent par des extrémités effilées. Nous avons cherché en vain sur ces longues fibres les stries transversales obliques que Leydig a figurées dans son *Traité d'histologie comparée*, nous n'avons rien vu qui rappelât les dessins de l'éminent histologiste allemand (pl. IV, fig. 40). Les noyaux de ces fibres musculaires sont ovales, situés en dehors de la fibre, mais étroitement appliqués contre elle et placés même quelquefois au fond d'une petite fossette. Ce noyau est accompagné dans certains cas de quelques granulations protoplasmatiques et maintenu par un sarcolemme excessivement mince qui se prolonge d'ailleurs sur la fibre elle-même et l'enveloppe complètement; la présence de cette membrane conjonctive est

(1). Leydig. *Archiv. fur Anatomie und Physiologie*, 1854, p. 319.

ici difficile à démontrer, mais elle apparaît nettement sur les fibres musculaires des vésicules de Poli. La striation longitudinale elle-même n'est nullement évidente sur les fibres traitées comme nous venons de l'indiquer. Les éléments musculaires provenant de pièces fixées à l'état de rétraction offrent un aspect différent; au lieu d'être parfaitement cylindriques et fusiformes, elles ont des contours irréguliers et mal limités, la gaîne conjonctive forme des plis représentés par des crêtes longitudinales ou par des stries transverses; ces crêtes peuvent présenter des bords déchiquetés qui sont le résultat des agents mis en œuvre pour isoler ces fibres musculaires. Enfin, dans certaines régions, ces fibres rétractées présentent un aspect particulier qui a sans doute fait considérer les éléments musculaires des Echinodermes comme étant, dans quelques cas, striés. Des régions séparées entre elles par de longs espaces absolument lisses, offrent des parties alternativement plus ou moins réfringentes qui semblent correspondre aux disques des fibres musculaires striées. La description que nous venons de donner des fibres musculaires à l'état d'extension, montre que les stries des fibres rétractées sont la conséquence de leur état physiologique au moment où les réactifs histologiques ont agi sur eux. Nous sommes ainsi conduit à partager complètement l'opinion des naturalistes qui ont nié la présence de stries transversales dans les fibres des Echinodermes; nous admettons avec MM. P. Geddes et H. Beddard que les apparences décrites par les auteurs sont le résultat de l'état de contraction dans lequel la fibre a été examinée (1).

La description, que nous venons de donner des fibres musculaires des faisceaux longitudinaux, résulte d'observations faites seulement sur les genres Holothuria et Cucumaria.

Les fibres musculaires en se réunissant constituent des faisceaux. Chacun de ces faisceaux est renfermé dans une gaîne de tissu conjonctif. De celle-ci émanent des tractus où plutôt des lamelles longitudinales qui pénètrent dans l'intérieur du faisceau constituant ainsi plusieurs gaînes secondaires sur les parois desquelles les fibres musculaires sont appliquées.

La couche cellulaire péritonéale est fournie par une seule rangée de cellules endothéliales, parmi lesquelles on distingue un grand nombre de cellules muqueuses; nous reviendrons d'ailleurs sur ce revêtement péritonéal à propos du tube digestif et des autres organes.

---

(1) Geddes P. et F.-E. Beddard. *Sur l'Histologie des Pédicellaires et des muscles de l'Oursin* dans Compt.-rend. Ac. Sc., Paris, t. 92, n° 6 et Transactions of the Royal Society of Edinburg, 1880-81.

## SYSTÈME NERVEUX.

Le système nerveux des Echinodermes a donné lieu à de nombreuses discussions. Les opinions les plus divergentes ont été émises à ce sujet. Elles ont été exposées et discutées avec beaucoup de soin par un anatomiste français du plus grand mérite, par Baudelot (1). Nous renvoyons au travail de ce naturaliste, ceux de nos lecteurs qui voudront être au courant des différentes phases par lesquelles a passé cette question si controversée.

Depuis cette époque, les principaux mémoires traitant du système nerveux des Echinodermes, sont le travail de Fredericq sur le système nerveux des Holothuries et les muscles des Echinides (2) et les ouvrages de Teuscher (3) et de Semper (4). Ces deux derniers se rapportent plus particulièrement à notre sujet.

Nos observations sur le système nerveux se divisent naturellement en deux groupes distincts. Les unes se rapportent aux centres nerveux, les autres s'adressent aux plexus et terminaisons nerveuses périphériques.

Krohn, le premier, donna une description exacte du système nerveux des Echinodermes. L'opinion de ce naturaliste, après avoir été longtemps discutée, est aujourd'hui définitivement adoptée. Muller publia, en 1850, une description exacte, mais difficile à vérifier, des centres nerveux des Holothuries et en particulier de la Synapte. Il fit voir que chez les animaux de cette classe le système nerveux offrait une disposition semblable à celle que présente cet appareil chez les autres Echinodermes. Il laissa cependant de côté une partie importante de la question, nous voulons parler de la structure histologique de ces centres nerveux.

Avant d'exposer le résultat de nos recherches, nous dirons un mot des méthodes que nous avons employées. Les unes ont eu pour but de nous permettre de pratiquer des coupes sur des pièces conservées; à l'aide des autres, nous avons pu obtenir les éléments caractérisques des centres nerveux parfaitement isolés. Le chlorure d'or est le premier réactif auquel on pense lorsqu'il s'agit du système

---

(1) BAUDELOT. *Études générales sur le système nerveux.* Archives de zoologie expérimentale, t. I, n° 2, 1872.

(2) FREDERICQ. *Contributions à l'étude des Échinides.* Archives de zoologie expérimentale, t. V, n° 3 et 4).

(3) TEUSCHER. *Beitrage zur Anatomie der Echinodermen.* Jenaische zeitschrift fur Naturwiss. Band. X, 1876.

(4) SEMPER. *Reisen im Archipel der Philipinen. II.* Theil. Wissensch. Resultate. Bd I. Holothurien.

nerveux. Nous l'avons essayé en l'employant suivant des procédés variés, les résultats que nous avons obtenus ont été insignifiants ou même absolument négatifs. L'acide osmique employé à la dose de cinquante centigrammes pour cent grammes d'eau distillée, nous a donné, au contraire, des résultats constants et certains. Les pièces, ou même l'animal entier, lorsqu'il s'agissait d'espèces de petite taille comme le *Cucumaria Marioni*, après avoir séjourné un temps variable suivant leur volume dans l'acide osmique, étaient plongées dans une solution saturée d'acide picrique jusqu'à décalcification complète, elles étaient ensuite traitées par la gomme et l'alcool. Les coupes, après avoir été soumises pendant vingt-quatre heures à l'action du picro-carmin, étaient montées dans la glycérine. Pour les dissociations, nous avons employé les solutions d'acide osmique. Nous avons également mis en usage les macérations dans la liqueur de Muller et les solutions de bichromate.

Sur les coupes obtenues après l'action de l'acide osmique, les nerfs se distinguaient immédiatement à leur couleur grise. Tandis qu'en effet tous les autres éléments étaient colorés par le picro-carmin, le tissu nerveux seul, à l'exception toutefois des noyaux des cellules, résistait à l'action de ce réactif colorant et tranchait sur tous les autres tissus par sa couleur foncée.

Anneau nerveux et Cordons nerveux ambulacraires. — Nous avons réussi à démontrer la présence d'un collier nerveux chez les Holothuries par une méthode absolument différente de celle indiquée par Baudelot. Cette méthode est celle des coupes successives. En nous adressant à des Synaptes de petite taille et au *Cucumaria Marioni*, dont la longueur totale ne dépasse pas dix à douze millimètres, nous avons rencontré sur celles de nos coupes qui passaient à la base des tentacules, quelquefois l'anneau nerveux dans sa totalité, mais plus souvent des segments de dimensions variables.

Chez le *Synapta digitata*, l'anneau nerveux est situé à la base des tentacules au point où ils adhèrent à la région antérieure du corps. Sur les coupes, cet anneau nerveux semble placé immédiatement en contact avec la muqueuse de l'orifice buccal. La partie centrale du collier nerveux est constituée presque uniquement par des fibres semblables à celles du système nerveux des autres Holothuries et sur lesquelles nous reviendrons plus tard. A la surface de l'anneau existent un grand nombre de petites cellules dont les noyaux seuls sont visibles; ces éléments ne sont pas dispersés sans ordre à la surface de l'anneau, mais réunis au niveau des points qui correspondent aux espaces interambulacraires. Ce groupement des cellules nerveuses en des points déterminés indique ici une tendance manifeste à la constitution de centres nerveux ganglionnaires.

L'anneau nerveux du *Cucumaria Marioni* est semblable à celui des Synaptes.

On y remarque également des cellules nerveuses situées à la périphérie et groupées en ganglions.

De l'anneau nerveux on voit partir un certain nombre de troncs; les uns se rendent directement dans les tentacules; les autres, au nombre de cinq, bien connus sous le nom de troncs nerveux ambulacraires, sont appliqués exactement sur les parois du corps; les ramifications qui s'en détachent se perdent dans les téguments ou vont se terminer dans les ambulacres. La disposition des nerfs tentaculaires est la même chez toutes les espèces. Sur les coupes transversales des tentacules, on trouve le tronc nerveux immédiatement en dehors de la couche conjonctive, dans la partie de la colonne qui est située du côté de l'ouverture buccale. Ces nerfs sont en forme de lamelles, et sur les coupes transversales, apparaissent comme un fuseau très allongé. Des cellules nerveuses entourent et accompagnent ces troncs nerveux tentaculaires. Chaque tentacule possède un nerf distinct qui émane directement de l'anneau nerveux.

Les troncs nerveux ambulacraires qui distribuent des rameaux dans les parois du corps étant loin de présenter une structure identique dans tous les genres, nous ne pouvons donner de cette partie du système nerveux une description générale; nous préférons en parler spécialement pour chaque genre et nous ferons connaître en même temps les particularités que présentent les organes voisins, c'est-à-dire, les vaisseaux et les muscles.

Chez le *Cucumaria Marioni* (Pl. I, fig. 1), les troncs nerveux ambulacraires ne se composent pas de plusieurs bandes distinctes, comme Semper le décrit chez l'*Holothuria erinaceus* et le *Cucumaria Japonica*. Le tronc nerveux du *Cucumaria Marioni* est unique ; il se compose de fibres nerveuses colorées en gris par l'acide osmique et de cellules situées à la périphérie du nerf. Ces éléments, fibres et cellules, sont enfermés dans une gaîne conjonctive, qui, en s'isolant plus ou moins des éléments nerveux, peut simuler un vaisseau ambulacraire externe ou neural. Cette gaîne conjonctive, ainsi que le nerf qu'elle renferme, est elle-même située au milieu d'une lacune. Chez les animaux fixés à l'état de contraction, cette lacune semble s'étendre d'une manière continue entre la lamelle conjonctive qui soutient les fibres musculaires circulaires et la masse conjonctive des parois du corps (Pl. I, fig. 1 *l*), de telle sorte qu'un espace lacunaire séparerait complètement la couche musculaire de la couche conjonctive du derme. Cette lacune est occupée par les cellules muqueuses de l'appareil circulatoire. Entre le tronc nerveux et le faisceau musculaire longitudinal, on distingue nettement la lumière d'un seul vaisseau ambulacraire.

La structure du tronc nerveux de l'*Hoplodactyla musculus* ne diffère en rien de celle du *Cucumaria Marioni*. Nous devons noter cependant quelques particularités au sujet des vaisseaux. Les résultats de nos observations semblent varier

avec les coupes. Dans certains cas, il est impossible d'admettre l'existence de plus d'un vaisseau, la ressemblance avec le genre *Cucumaria* est alors complète ; ailleurs, au contraire, on distingue nettement, en dehors du vaisseau ambulacraire, la lumière d'un autre vaisseau qui dans certains cas semble complètement indépendant du nerf ; nous le désignons sous le nom de vaisseau ambulacraire externe (Pl. I, fig. 3), mais nous devons avouer que les parois de ce vaisseau semblent souvent se confondre avec la gaîne conjonctive du nerf, aussi nous ne croyons pas devoir considérer son existence comme absolument démontrée.

Chez l'*Holothuria tubulosa*, nous ne rencontrons également qu'un seul vaisseau. Il en est de même pour le *Stichopus regalis*. Chez cette dernière espèce, on aperçoit distinctement, sur les coupes transversales, un espace vide situé entre la limite interne de la substance nerveuse et la paroi du vaisseau ambulacraire ; on pourrait considérer cet espace comme correspondant à la lumière d'un vaisseau ambulacraire externe, mais il est facile de s'assurer que cet aspect résulte d'une erreur d'observation due à l'examen de pièces altérées. Le vaisseau ambulacraire externe dont nous venons de supposer l'existence ne possèderait de parois propres que sur un seul de ses côtés, sur celui qui est en rapport avec le vaisseau ambulacraire interne ; en dehors au contraire, et par conséquent du côté du tronc nerveux, le liquide de l'appareil circulatoire serait immédiatement en contact avec la substance nerveuse. Ce fait seul de l'absence de parois propres, nous semble suffisant pour affirmer que le vaisseau ambulacraire externe n'existe pas chez les Holothuries.

On peut voir par la description précédente que nous différons sur bien des points de Semper et de Teuscher, mais que nous sommes entièrement de l'avis de ce dernier savant au sujet de l'absence du vaisseau neural de Greef.

Lorsque des fragments de parois du corps de l'*Holothuria tubulosa* ou du *Cucumaria* ont séjourné pendant quelque temps dans la liqueur de Muller, il est facile, si l'on exerce une certaine pression sur le tronc nerveux, d'en faire sortir les éléments sous forme d'un petit amas granuleux. En observant alors à un fort grossissement, on voit que ces éléments sont divers. Les uns sont des faisceaux conjonctifs, les autres des fibres musculaires. On trouve en outre un grand nombre de fibres et de cellules nerveuses.

Les cellules nerveuses sont de plusieurs sortes, les plus nombreuses sont des cellules unipolaires (Pl. I, fig. 9 *a*). Elles sont rarement isolées, se présentent le plus souvent groupées en amas et maintenues en contact par une substance intercellulaire finement granuleuse ; beaucoup d'entre elles possèdent deux prolongements. Ces éléments se rapprochent par l'ensemble de leurs caractères histologiques, de ceux des Cœlentérés. Il existe encore dans les troncs nerveux des Holothuries des cellules nerveuses qui se distinguent des précédentes par leurs nombreux prolongements (Pl. I, fig. 9 *b*). Elles sont bien plus volumineuses

que les autres, possèdent un protoplasma finement granuleux et une membrane d'enveloppe à peine distincte. Chaque cellule renferme un gros noyau qui se colore rapidement sous l'influence des solutions de carmin ou d'hématoxyline. Ces cellules possèdent toutes plusieurs prolongements qui portent eux-mêmes des ramifications secondaires, celles-ci se terminent en pointe et se colorent faiblement par le picro-carmin. On rencontre enfin des cellules nerveuses plus petites et apolaires rappelant par leur aspect et leur volume les cellules embryonnaires des Vertébrés; elles forment autour de chaque nerf ambulacraire une sorte de gaîne.

Les fibres nerveuses qui émanent de ces cellules se distinguent facilement des faisceaux de tissu conjonctif, elles ne fixent que difficilement les réactifs colorants. L'acide osmique les teinte en gris, le picro-carmin en rose ; elles ne présentent d'ailleurs aucune particularité qui les distingue des fibres nerveuses des autres Invertébrés, elles sont fines, hyalines et possèdent une constitution fibrillaire qui les rapproche des éléments nerveux des Mollusques.

Système nerveux périphérique. — En décrivant l'appareil tégumentaire, nous avons laissé de côté un certain nombre d'éléments que nous avons considérés comme nerveux et qui doivent être étudiés dans ce chapitre.

La véritable nature de ces cellules et fibres pourrait être considérée comme douteuse s'il ne nous avait pas été possible de les voir émanées directement des troncs nerveux ambulacraires.

Les rameaux nerveux cutanés naissent des nerfs ambulacraires; les uns suivent les vaisseaux des ambulacres et vont se terminer dans l'épithélium qui tapisse l'extrémité de ces organes de locomotion ; les autres pénètrent directement dans la masse conjonctive des téguments, se subdivisent en un grand nombre de rameaux secondaires et se perdent au-dessous de l'épithélium en formant un plexus serré. (Pl. I, fig. 4).

La structure de ces nerfs cutanés n'est pas sensiblement différente de celle des troncs nerveux ambulacraires. Ils se composent comme eux d'une masse centrale de fibres nerveuses à la périphérie de laquelle on distingue des noyaux de cellules nerveuses.

Les rameaux secondaires et les fibres nerveuses isolées méritent cependant d'être étudiés avec soin. Le *Stichopus regalis* est l'Holothurie la plus favorable pour ces recherches ; le pigment qui donne à cette espèce sa belle coloration orange est peu abondant et siège presque entièrement dans l'épiderme. Les différentes espèces du genre *Holothuria* ont toutes une couleur beaucoup plus foncée ; les granulations pigmentaires situées dans le derme gênent l'observation des éléments nerveux. Chez l'*Holothuria tubulosa*, on distingue immédiatement au-dessous de l'épiderme, dans cette couche de tissu conjonctif lâche renfermant les corpuscules

calcaires, des fibres remarquables par les nombreuses granulations graisseuses ou pigmentaires qui les accompagnent. Beaucoup de ces éléments sont sans doute de simples granulations pigmentaires disposées en série comme les grains d'un chapelet; les fibres qu'elles recouvrent peuvent être des fibres conjonctives; mais, dans la plupart des cas, il est facile de voir que ces éléments si curieux émanent d'un nerf. Ces fibres nerveuses sont excessivement minces, hyalines, faiblement colorées par les réactifs ; les grains pigmentaires qui les accompagnent sont disposés tantôt suivant une file parallèle à la direction de la fibre, tantôt suivant une spire. Ces fibres, en s'anastomosant entre elles, forment un véritable plexus qui assure la sensibilité générale. On pourrait même distinguer plusieurs réseaux nerveux. L'un, situé dans l'épaisseur de la couche conjonctive et formé par la réunion de plusieurs filets nerveux, pourrait être désigné sous le nom de plexus profond; l'autre, situé immédiatement au-dessous de l'épiderme, serait alors désigné sous le nom de plexus nerveux sous-épithélial ou superficiel. Au point d'entrecroisement des filets nerveux, on distingue sans peine un ou plusieurs noyaux qui se colorent en rouge par le carmin et qui révèlent l'existence de tout autant de cellules nerveuses (Pl. I, fig. 6 et 8).

Les téguments du *Stichopus regalis* sont, ainsi que nous venons de le dire, très favorables pour l'étude des éléments nerveux et ceux-ci présentent de plus des particularités histologiques intéressantes. La plupart des fibres et des cellules nerveuses sont semblables à celles des autres Holothuries. Quelques fibres offrent cependant un aspect curieux (Pl. I, fig. 7). On aperçoit en effet dans ces rameaux nerveux, des corpuscules hyalins, sphériques, semblables à des globules de graisse qui auraient conservé leur couleur et leur transparence malgré l'action de l'acide osmique. Cet état peut être interprété de deux manières différentes. Il peut être le résultat de l'action des réactifs; les corpuscules réfringents que nous signalons seraient alors des vacuoles comparables à celles qui se manifestent sur les fibres de Remack des Vertébrés après l'action de certains réactifs, tels que le bichromate d'ammoniaque (1), ou bien il représente simplement un état pathologique des éléments nerveux, une dégénérescence. Les fibres du plexus cutané superficiel sont chez le *Stichopus* plus fortement granuleuses; les cellules renferment également de nombreuses granulations graisseuses ou pigmentaires, elles se confondent alors facilement avec les cellules du tissu conjonctif muqueux (Pl. I, fig. 5).

Nous ne savons rien de certain au sujet du mode de terminaison des nerfs cutanés. Tantôt les fibres semblaient se terminer au milieu des cellules épithéliales, tantôt à la base de celles-ci. Les cellules épithéliales sont toutes semblables entre

---

(1) Ranvier. *Traité technique d'histologie*, page 750, fig. 249.

elles, on n'en distingue aucune ayant des formes particulières permettant de les considérer comme remplissant des fonctions spécialement sensitives.

Les fibres nerveuses sont remarquables par les globules de graisse ou de pigment qui les accompagnent. Elles rappellent complètement les descriptions et les figures de W. Flemming (1) et de Hans Schulze (2). Elles concordent avec les opinions récemment émises par M. J. Chatin (3) et par M. Vignal (4) sur la structure des éléments nerveux des Invertébrés. Nous croyons devoir ajouter que nous partageons complètement l'opinion de M. Chatin au sujet des granulations myéloïdes (corpuscules de graisse ou pigment) qui accompagnent quelquefois les fibres nerveuses. Celles-ci correspondent évidemment à la gaîne de myéline des Vertébrés, de telle sorte que les fibres nerveuses des Holothuries peuvent être considérées comme correspondant à un état pathologique des éléments nerveux des Vertébrés. On sait en effet que la disparition incomplète de la gaîne de myéline est un des premiers phénomènes qui se manifestent sur les nerfs sectionnés.

## TENTACULES ET AMBULACRES.

Tentacules. — Le nombre et la forme de ces appendices, ainsi que la richesse de leurs ramifications, varient beaucoup avec les genres et même avec les espèces. Le rôle de ces organes a été interprété de différentes manières par les anatomistes. Leur structure, leur situation et leur rapport permettent de les considérer comme servant à la fois au tact et à la respiration. La première de ces fonctions résulte de la situation de ces organes autour de la bouche à la partie antérieure du corps, et aussi de la nature de l'épithélium terminal; la seconde dépend de leurs mouvements, de la finesse et du nombre des ramifications terminales.

Nous devons distinguer, dans les tentacules de l'*Holothuria tubulosa*, une colonne ou tige et une portion terminale divisée en un grand nombre de lobes ou franges.

La colonne des tentacules est constituée par une série de couches semblables à celles que nous avons déjà décrites à propos des téguments (Pl. II, fig. 10). Nous

---

(1) H. Flemming. *Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken.* (Archiv. f. mikroscopische Anatomie Band VI 1870).

(2) Hans Schulze. *Die fibrillare Structur der Nervenelemente bei Wirbellosen.* (Archiv f. mikroscopische Anatomie Band XVI 1878).

(3) Chatin. *Comptes-rendus de l'Académie des sciences,* 28 juin 1882.

(4) Vignal. *Structure du système nerveux des Mollusques.* (Comptes-rendus de l'Académie des sciences, 31 juillet 1882).

devons donc examiner successivement une couche épithéliale externe, une couche fibro-musculaire et un vêtement cellulaire interne.

L'épiderme ne diffère pas de celui des parois du corps, il est composé de cellules dont les contours sont difficiles à apercevoir. Les noyaux, au contraire, sont très volumineux et situés dans la région profonde de cette couche épithéliale ; ils indiquent nettement des cellules à contours variés, disposées en couches irrégulières, semblables à celles des téguments.

La couche conjonctive est aussi semblable à celle des parois du corps, elle se compose également de deux zones distinctes. L'externe est formée par du tissu conjonctif lâche, faiblement coloré par le picro-carmin, tandis que l'interne se compose d'un tissu beaucoup plus serré ; celui-ci, cependant, est loin d'être absolument compact, il présente sur les coupes des vides ou interstices nombreux. Enfin, sur les limites internes de cette couche fibreuse, on distingue un espace lacunaire, qui se présente sur les coupes transversales sous l'apparence d'un vaisseau (Pl. II, fig. 10 *l*). Un aspect identique se retrouvant sur toutes les coupes transversales, nous devons en conclure que nous ne sommes pas en présence d'un vaisseau circulaire, mais plutôt d'un espace lacunaire régnant sur toute la longueur de la colonne des tentacules, et isolant presque complètement la couche fibreuse de la couche musculaire. Lorsqu'on veut d'ailleurs séparer les différentes assises qui constituent la colonne d'un tentacule, la disjonction entre la couche conjonctive et la couche musculaire se fait avec la plus grande facilité, et elle s'effectue toujours au point que nous venons de signaler. Ces espaces lacunaires sont pleins de noyaux appartenant sans doute au liquide de l'appareil circulatoire. La couche conjonctive est limitée intérieurement par une membrane homogène se présentant sur les coupes sous l'aspect d'une lame élastique tantôt droite, tantôt régulièrement plissée.

La couche musculaire (Pl. II, fig. 10 *m l*) est représentée par des fibres musculaires longitudinales constituant une couche épaisse. Les fibres circulaires manquent complètement.

Les cellules qui tapissent la face interne des tentacules appartiennent au type des cellules endothéliales. Leurs noyaux font à peine saillie sur les coupes transversales.

Les lobes ou franges de l'extrémité des tentacules n'offrant pas une structure spéciale, l'épithélium seul mérite d'être étudié (Pl. II, fig. 11). Cette couche épithéliale se présente avec un aspect absolument différent de celui de la colonne. Les cellules qui la constituent étant très serrées, il serait fort difficile, en n'examinant que les coupes, d'acquérir une idée exacte de la forme de ces éléments. On distingue seulement des noyaux ovales situés à une hauteur différente, tandis que les contours des cellules ne sont pas visibles, ou à peine indiqués par quelques lignes

indécises. Le bord libre de la couche épithéliale est occupé par une cuticule homogène et réfringente, formée par les plateaux des cellules. Si l'on étudie les éléments de cet épithélium terminal à l'aide des dissociations (Pl. II, fig. 12 et 13), on reconnaît immédiatement que la couche nucléaire est constituée en réalité par de longues cellules fibrillaires presque complètement dépourvues de protoplasma et réduites à un gros noyau ovale. Ces cellules sont maintenues par leurs plateaux qui sont étroitement soudés entre eux, elles sont analogues aux cellules que Flemming a décrites à l'extrémité des tentacules de l'Escargot sous le nom d'épithélium nerveux.

On distingue à la base de la couche épithéliale, des cellules absolument différentes par leur forme et leur aspect de celles qui constituent l'épithélium proprement dit. Ces cellules sont volumineuses, sphériques ou polyédriques, leur protoplasma granuleux est coloré en gris par l'acide osmique à la façon des éléments cellulaires des centres nerveux. Elles sont en rapport intime avec les extrémités basilaires des cellules épithéliales qui s'étalent même sur elles et les recouvrent (Pl. II, fig. 11 *x*). La nature de ces cellules est évidemment differente de celle des cellules épithéliales proprement dites, mais elle n'en reste pas moins difficile à déterminer. L'acide osmique les colore en gris à la façon des cellules nerveuses, aussi serait-on en droit de les considérer comme étant de nature nerveuse; néanmoins et pour ne pas émettre sur ces éléments une opinion définitive, nous les désignerons sous le nom de cellules basales. Ces cellules basales manquent complètement dans l'épithélium de la colonne ; leur présence, au-dessous des cellules épithéliales des lobes terminaux, est certainement en rapport avec les fonctions sensitives de ces cellules et il est fort probable que ces éléments, sur la nature desquels nous n'osons pas émettre une opinion bien déterminée, font partie d'un plexus nerveux serré mettant en rapport les cellules épithéliales et les extrémités du nerf tentaculaire.

Ambulacres. — La structure de la tige ou colonne des ambulacres est identique à celle des tentacules; on y retrouve les mêmes couches fondamentales disposées dans un ordre semblable, c'est-à-dire en allant de l'extérieur à l'intérieur, une couche épithéliale, une zone conjonctive, une couche de fibres musculaires longitudinales et enfin une couche de cellules endothéliales. La couche conjonctive est séparée des fibres musculaires longitudinales par une gaîne de tissu élastique qui, sur les coupes transversales, se présente sous l'aspect de la membrane de Descemet.

Nous ne dirons rien des cellules épithéliales, elles sont identiques à celles des parois du corps. La couche du tissu conjonctif n'offre également rien de particulier, à l'exception toutefois de nombreux corpuscules pigmentaires et des grosses cellules muqueuses, qui abondent surtout entre la couche conjonctive et la membrane élastique. Sur les ambulacres rétractés, cette membrane élastique se pré-

sente sous un aspect absolument différent : au lieu d'être rectiligne, elle est régulièrement ondulée, tout en restant parfaitement homogène ; de telle sorte que sur ces coupes, elle rappelle les fibres musculaires contractées. Le nerf de l'ambulacre, parfaitement isolé et renfermé dans une gaîne conjonctive distincte, est situé dans l'épaisseur de la couche fibreuse immédiatement en dehors de la membrane élastique.

L'extrémité de l'ambulacre offre la forme d'un disque légèrement creux. Ce disque adhère fortement aux corps avec lesquels il se met en contact, et se détache au contraire facilement de la tige de l'ambulacre ; de telle sorte que pour avoir celui-ci intact, et surtout afin de pouvoir étudier le disque terminal, il est indispensable de s'adresser aux ambulacres qui ne sont pas fixés, on peut, en les liant avec un fil ou en les saisissant brusquement avec une pince à pression, les étudier à l'état d'extension.

La structure du disque ambulacraire présente un grand intérêt, aussi avons-nous pensé qu'il serait utile de ne pas borner nos recherches à la seule classe des Holothuries, et avons-nous étendu nos observations aux Astéries. Nos observations, ajoutées à celles que notre collègue et ami M. le D[r] Kœhler vient de publier sur les Echinides, donneront ainsi une idée générale de la structure des ambulacres chez tous les Echinodermes.

L'extrémité de l'ambulacre, que nous désignons sous le nom de disque terminal, offre comme structure fondamentale les couches suivantes : une assise épithéliale externe très puissante formant à elle seule presque toute l'épaisseur du disque, une mince couche conjonctive contenant de nombreuses lacunes qui en font un véritable organe érectile et enfin une couche épithéliale interne (Pl. II, fig. 14).

La couche épithéliale externe est la seule qui présente un réel intérêt, nous la décrirons en détail en laissant de côté la couche conjonctive et les cellules de la couche épithéliale interne.

Les coupes longitudinales des ambulacres rencontrent le disque terminal perpendiculairement à sa surface. La couche épithéliale se présente alors comme dans notre figure 14. On distingue dans cette couche, et allant de l'extérieur à l'intérieur, d'abord une cuticule mince et hyaline ; au-dessous apparaît une région finement striée, chaque strie correspondant à l'extrémité externe d'une cellule épithéliale. Les noyaux de ces cellules dont nous étudierons bientôt les caractères, sont situés plus profondément et constituent par leur réunion une zone distincte (Pl. II, fig. 14 *e*). Plus profondément encore, la couche épithéliale change de caractère ; au lieu de former une couche continue, les noyaux sont situés dans des sortes de culs-de-sac séparés par des prolongements de la couche fibreuse. Ces cœcums cellulaires sont remplis par une substance granuleuse colorée en jaune par le picro-carmin ; enfin, entre les deux régions que nous venons de décrire,

c'est-à-dire entre la zone nucléaire et la zone granuleuse jaune, existe une partie mal limitée, mais cependant bien distincte, colorée en gris par les réactifs, fibrillaire et plus finement granuleuse que la couche profonde (Pl. 11, fig. 14 *k*). La coloration grise particulière de cette région, après l'action de l'acide osmique, identique à celle des troncs nerveux, la présence des cellules nerveuses et de faisceaux de fibrilles nerveuses parmi les éléments dissociés des disques ambulacraires, nous engagent à considérer cette couche comme étant constituée par des éléments nerveux. Les coupes parallèles à la surface du disque ambulacraire, en nous révélant la disposition plexiforme de cette région, confirment d'ailleurs notre opinion. — La couche fibreuse et la couche cellulaire interne, situées au dessous, ne présentent rien de particulier.

On distingue enfin dans la région superficielle et externe de la couche épithéliale, des cellules muqueuses reconnaissables à leurs globules réfringents ainsi que quelques fibres musculaires caractérisées par leur volume, leur réfringence particulière et enfin par leur coloration. Ces fibres sont sectionnées dans tous les sens, elles se présentent en coupes transversales ou obliques, ou bien encore en long. Nous les considérons comme des fibres musculaires rayonnantes dont les contractions doivent produire un résultat inverse à celui des fibres musculaires longitudinales de la colonne (Pl. II, fig. 14 *m r*).

Ainsi qu'il est facile de le remarquer par la description précédente, les coupes seraient insuffisantes pour donner une idée exacte et complète des éléments fondamentaux des disques terminaux des ambulacres ; les dissociations sont indispensables pour acquérir des notions exactes sur ce sujet. En faisant macérer, dans l'eau distillée, pendant vingt-quatre heures au moins, des pièces ayant séjourné pendant toute une nuit dans une solution d'acide osmique à un pour cent, on obtient par la dissociation un grand nombre de cellules parfaitement isolées et offrant des caractères variés. Les plus nombreuses, celles dont les formes bizarres attirent tout d'abord l'attention, correspondent évidemment aux éléments constitutifs de la partie profonde des cœcums (Pl. II, fig. 16). Ces cellules sont bien différentes de la plupart des cellules épithéliales et se rapprochent au contraire beaucoup, par l'ensemble de leurs caractères, des longues cellules fibrillaires si communes chez les Echinodermes ; elles présentent les formes les plus bizarres et les plus variées, leurs aspects sont très variables et il est impossible d'en donner une description exacte pouvant se rapporter à tous les types ; nous avons figuré les formes les plus fréquentes, mais il est bien évident qu'il existe entre elles toutes les transitions (Pl. II, fig. 16, *a b c*).

En considérant la nature du protoplasma de ces cellules épithéliales, on pourrait peut-être les décrire malgré leur forme anormale comme des cellules glandulaires ayant conservé l'aspect des cellules épithéliales au milieu desquelles elles sont

situées ; nous trouvons en effet tous les passages entre ces cellules à contenu granuleux et les cellules fibrillaires presque complètement dépourvues de protoplasma et réduites à un noyau ovale (Pl. II, fig. 16 et 17).

La comparaison des coupes des ambulacres des Holothuries avec les coupes longitudinales de l'extrémité des tentacules de l'Escargot pourrait nous porter à émettre sur les culs-de-sac constitués par ces cellules épithéliales une opinion différente. En effet, d'après l'aspect semblable qu'offrent sur les coupcs les amas de cellules épithéliales, des ambulacres des Holothuries et l'appareil nerveux terminal des tentacules de l'Escargot, on pourrait voir dans les culs-de-sac épithéliaux des disques ambulacraires, un appareil nerveux terminal (1). Mais nous croyons qu'il existe entre ces deux organes plutôt une analogie d'aspect qu'une identité de structure. On remarque en effet entre eux plusieurs différences fondamentales. D'abord les amas de cellules nerveuses qui constituent l'appareil nerveux terminal de l'Escargot sont situés au-dessous de l'épiderme ; ils seraient au contraire placés dans l'épaisseur même de la couche épithéliale chez les Holothuries. Ensuite le fait que nous rencontrons dans les dissociations toutes les formes intermédiaires entre les cellules épidermiques normales et celles qui constituent les culs-de-sac épithéliaux s'oppose à ce que nous considérions ces amas cellulaires comme un appareil nerveux terminal et nous engage à voir en eux rien autre chose que de simples accumulations de cellules épithéliales plus ou moins modifiées. Nos observations sur les Astéries nous confirment d'ailleurs dans cette dernière opinion.

Les éléments épithéliaux que nous venons de décrire sont situés dans la partie profonde de la couche cellulaire ; nous avons vu que plus près de la cuticule, plus superficiellement, les cellules à protoplasma granuleux paraissent complètement absentes, les cellules épithéliales existent seules et forment la couche hyaline sous-cuticulaire et la couche nucléaire. Les éléments de cette région sont très difficiles à isoler, les résultats qu'on obtient à l'aide des dissociations, sont incomplets et les cellules restent le plus souvent soudées entre elles par leurs plateaux (Pl. II, fig. 15).

Les cellules épithéliales peuvent être considérées comme représentant les éléments fondamentaux des disques ambulacraires ; mais on trouve encore dans les dissociations, un grand nombre de fibres et de cellules de nature nerveuse. Ces cellules présentent toutes plusieurs prolongements, elles sont munies d'un noyau volumineux, leur protoplasma est granuleux, coloré en gris et renferme même des corpuscules pigmentaires, quelques-unes sont absolument semblables aux cellules nerveuses des nerfs ambulacraires, d'autres paraissent se rapprocher

(1) Flemming, *Loc. cit.* Pl. XXV.

davantage des cellules du tissu conjonctif muqueux (Pl. II, fig. 20). Les fibres sont comparables aux éléments nerveux de la couche conjonctive des téguments ; les unes groupées en faisceaux présentent une structure fibrillaire excessivement fine, leur couleur grise après l'action de l'acide osmique permet facilement de le reconnaître ; les autres sont isolées et accompagnées de corpuscules pigmentaires ou graisseux. La situation de ces éléments nerveux nous est révélée par les coupes, nous avons déjà décrit une couche granuleuse grise qui est évidemment constituée par des cellules et des fibres nerveuses.

La description précédente se rapporte entièrement aux ambulacres de l'*Holothuria impatiens*, mais il est facile de retrouver une structure semblable en examinant les ambulacres des *Cucumaria*. Les différences que l'on peut constater dépendent du petit nombre des cellules à protoplasma granuleux, qui disparaissent ici au milieu des véritables cellules épithéliales.

Les ambulacres de certaines Astéries, remarquables par leur volume, constituaient des objets d'étude d'une observation relativement facile. Les recherches que nous avons pu faire à ce sujet se rapportent à l'*Asteracanthion glacialis* et à l'*Echinaster suppositus*. La structure fondamentale du disque terminal rappelle celle de la même région des ambulacres chez les Holothuries et nous nous exposerions à des redites si nous décrivions en détail les disques ambulacraires des Astéries ; la seule différence qui mérite d'être signalée, dépend du volume des cœcums épithéliaux. Ceux-ci sont en effet beaucoup plus larges, les noyaux des cellules ne sont pas visibles, enfin les éléments dissociés présentent seulement quelques particularités, sans différer dans leurs caractères essentiels et fondamentaux.

## TUBE DIGESTIF.

Nous ne nous arrêterons pas à décrire la situation, la forme, les dimensions relatives des diverses parties du tube intestinal des Holothuries. On trouve en effet dans la plupart des ouvrages classiques et en particulier dans les *Leçons d'Anatomie comparée*, de M. H. Milne Edwards, une description complète du tube digestif des Holothuries. Nous nous exposerions à décrire comme nouveaux des faits anatomiques déjà connus, si nous nous arrêtions à l'examen de simples particularités d'anatomie descriptive ; aussi aborderons-nous immédiatement l'exposé de la structure du canal intestinal, en rappelant toutefois les points anatomiques essentiels qui sont nécessaires à l'intelligence de nos descriptions.

Le tube intestinal de l'*Holothuria tubulosa* présente même à l'examen le plus superficiel trois parties parfaitement distinctes. L'antérieure, offrant presque

toujours des plis longitudinaux et des étranglements annulaires très accentués, correspond à un œsophage ou intestin antérieur. A cette partie, qui est la plus courte, succède, sans limites bien déterminées, une région qui diffère de la précédente par un diamètre plus considérable, par le grand nombre des vaisseaux qui s'y rendent et enfin par deux faits physiologiques importants et qui sont : la présence d'un liquide jaune, produit de nombreuses cellules glandulaires que nous décrirons bientôt dans cette région, et l'absence complète et constante de toute substance alimentaire. Il semble que le sable et les débris organiques de toute sorte qui servent à l'alimentation de ces animaux, après avoir séjourné quelque temps dans l'œsophage, traversent rapidement l'intestin moyen pour s'accumuler ensuite dans l'intestin terminal.

Si la limite entre l'intestin moyen et l'intestin antérieur est difficile à déterminer, il n'en est pas de même pour l'intestin moyen et l'intestin terminal. Il existe en effet, au point où ces deux régions se réunissent, un sillon transverse bien marqué, les plis longitudinaux de la muqueuse intestinale sont plus nombreux et plus profonds dans l'intestin moyen ; de plus, nous verrons que la structure intime de ces deux parties du tube digestif change subitement. L'intestin terminal est le plus long de tous, il correspond sans doute au gros intestin des Vertébrés, c'est là que s'accumulent les résidus de la digestion et nous verrons en étudiant sa structure qu'elle correspond tout-à-fait aux fonctions que nous venons de lui attribuer. Cet intestin terminal aboutit enfin dans un cloaque où se terminent également les organes arborescents.

La structure histologique de ce tube digestif est peu connue. Les travaux les plus récents sur le sujet qui nous occupe, tels que ceux de Semper et de Teuscher, signalent sans doute les principales couches du canal intestinal ; mais ces auteurs n'ont pas étendu leurs recherches à toute la longueur du tube digestif, ils ont basé leurs observations sur l'étude d'une partie limitée de l'intestin, de sorte que les résultats obtenus sont nécessairement incomplets.

Pour avoir une idée exacte et complète de la structure du canal intestinal, il faut nécessairement pratiquer des coupes dans des régions distinctes ; en dissociant ensuite des lambeaux de l'intestin provenant des mêmes régions, on peut acquérir une idée exacte de la structure du tube intestinal tout entier.

La méthode que nous avons employée a été la même dans tous les cas. Nous injections dans le tube digestif, à l'aide d'une seringue à canule tranchante, une certaine quantité d'une solution d'acide osmique à un pour cent ; nous ouvrions ensuite le tube intestinal etaprès l'avoir étalé et fixé sur des plaques de liège, nous le placions dans une solution d'acide picrique ; les pièces étaient ensuite montées dans la gomme et traitées par l'alcool.

Nous décrirons successivement les différentes couches du tube digestif en

commençant par la couche péritonéale; nous examinerons ensuite le système musculaire, la couche fibreuse et enfin la couche cellulaire interne. La description que nous allons donner de la couche cellulaire péritonéale, peut s'appliquer au tube digestif tout entier, les différences qu'il serait possible de signaler sont tout-à-fait secondaires.

Couche cellulaire péritonéale. — Les éléments qui forment le revêtement péritonéal appartiennent à deux types bien distincts; les uns sont de simples cellules endothéliales présentant suivant les régions et plus encore suivant l'état de l'intestin les aspects les plus variés; les autres appartiennent à ce type cellulaire si curieux désigné par Semper sous le nom de cellules muqueuses. Les proportions relatives de ces divers éléments sont très variables suivant les régions. Les cellules endothéliales sont le plus souvent peu élevées, de manière à présenter sur les coupes l'aspect de cellules pavimenteuses; elles possèdent un noyau bien visible, un protoplasma fortement coloré par l'acide osmique ; les contours de ces cellules sont difficiles à distinguer sur les coupes et souvent la couche péritonéale semble réduite à une simple assise de noyaux serrés les uns contre les autres et séparés seulement par une petite quantité de protoplasma granuleux. Sur les coupes de l'intestin fixé à l'état de contraction, l'aspect des cellules endothéliales est bien différent; ces éléments, au lieu d'être semblables à des cellules pavimenteuses, paraissent plutôt cylindriques. Les noyaux, placés tout-à-fait à la surface, semblent constituer une assise distincte. Enfin, quel que soit l'état de ces cellules endothéliales, on distingue toujours des cils vibratiles courts qui apparaissent sous l'aspect d'une série de petits cones hyalins. La présence de ces cils vibratiles est d'ailleurs facile à vérifier en ayant recours à l'examen des tissus vivants. Parmi ces cellules endothéliales, existent en nombre variable, ainsi que nous l'avons déjà dit, les éléments désignés par Semper sous le nom de cellules muqueuses. Celles-ci offrent un aspect absolument différent, elles sont parfaitement sphériques et se distinguent facilement par leur volume des autres éléments de la couche cellulaire péritonéale (Pl. III, fig. 31 et 33, *c m*). Ces cellules muqueuses peuvent se présenter dans d'autres organes avec des contours absolument différents; aussi leur forme ne peut pas être considérée comme un caractère essentiel. Il n'en est pas de même de la nature de leur protoplasma; celui-ci offre, en effet, des caractères tout-à-fait particuliers et qui ne se retrouvent chez les Vertébrés que dans les cellules muqueuses de la peau des Poissons. Le contenu de ces cellules est divisé en globules parfaitement sphériques, quelquefois cependant légèrement déformés par pression réciproque; les limites de ces globules sont souvent difficiles à distinguer ; tous ont des dimensions identiques et remplissent absolument la cellule.

L'acide osmique, l'acide picrique et le carmin ne les colorent pas; sous l'influence de ces réactifs, tous les globules restent incolores, à l'exception d'un seul qui est coloré fortement en rouge par les solutions de carmin et qui est, sans doute, le noyau de la cellule. D'autres réactifs colorants, tels que l'hématoxyline, la purpurine, l'iode, colorent les globules hyalins des cellules muqueuses. Le vert de méthyle agit même sur ces globules avec une intensité remarquable; nous verrons, en étudiant les tubes testiculaires des Holothuries, que la coloration verte, résultant de l'action de ce réactif colorant, persiste pendant longtemps, alors que les autres éléments se sont complètement décolorés. Le nombre de ces cellules muqueuses varie beaucoup avec les individus, avec l'époque et avec les régions de l'intestin. Elles sont très nombreuses au niveau de l'intestin moyen et se retrouvent d'ailleurs sur toute la longueur du tube intestinal, ainsi que sur la face interne des parois du corps. Nous les avons déjà signalées dans les interstices conjonctifs du derme et nous verrons qu'elles existent dans tous les organes.

Couche musculaire. — Immédiatement en dedans des cellules péritonéales existent deux couches de fibres musculaires. Celles-ci n'offrent rien de particulier dans leurs caractères histologiques; elles sont semblables à celles des parois du corps, tout en étant cependant moins volumineuses. Leur aspect varie également suivant qu'on les examine à l'état d'extension ou à l'état de contraction. — Ces fibres musculaires forment deux couches bien distinctes : les unes sont des fibres circulaires; les autres, disposées tantôt en dedans tantôt en dehors des précédentes, sont longitudinales. Cette variété dans la position relative des deux couches musculaires nous paraît offrir quelque intérêt. Si nous examinons la situation des deux couches musculaires sur des coupes transversales et longitudinales de différentes régions de l'intestin, nous voyons que dans l'œsophage les fibres musculaires longitudinales sont situées en dedans des fibres musculaires circulaires, elles sont internes par rapport aux fibres circulaires (Pl. III, fig. 27). Sur les limites de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen, le nombre des fibres musculaires longitudinales, aussi bien que des fibres musculaires circulaires, a considérablement diminué (Pl. III, fig. 28 et 29, *m c* et *m l*). Il semble que cette diminution dans le nombre de fibres musculaires est en rapport avec une particularité physiologique signalée depuis longtemps par les naturalistes, nous voulons parler de la rupture du tube digestif à la suite des contractions violentes de l'animal. Nous devons noter également que, dans la même région, la situation respective des deux systèmes de fibres n'est plus la même, les fibres longitudinales ne sont plus en dedans des circulaires, mais bien en dehors; elles sont donc devenues externes par rapport aux fibres circulaires et sont immédiatement en contact avec les cellules de la couche péritonéale.

Cette dernière disposition des deux systèmes de fibres musculaires reste alors la même sur toute la longueur du tube intestinal (Pl. III, fig. 31, 32, 33 *m l*, *m c*). Les coupes des fibres longitudinales sont difficiles à apercevoir, elles se confondent facilement avec les noyaux des cellules de la couche péritonéale ; leur réfringence particulière permet seule de les en distinguer et ne laisse aucun doute sur leur existence. L'étude des coupes longitudinales confirme d'ailleurs entièrement la description que nous venons de donner du système musculaire. Nous avons pu nous assurer, en examinant le tube digestif du *Stichopus regalis*, que la disposition du système musculaire est la même que chez l'*Holothuria tubulosa.*

Couche conjonctive. — Cette couche est formée de faisceaux de tissu fibreux entrecroisés dans toutes les directions, constituant une sorte de stroma lâche et faiblement coloré par les réactifs. Dans certaines régions du tube digestif, principalement dans les intestins moyens et postérieurs, on distingue, immédiatement en dedans des couches musculaires, une zone fibreuse particulière qu'il est possible d'isoler complètement de la partie supérieure ou interne de la couche conjonctive ; les faisceaux y sont beaucoup plus serrés. Cette zone tout entière se colore avec beaucoup plus d'intensité sous l'influence des réactifs (Pl. III, fig. 32 *f c*). Cette couche basilaire de la tunique conjonctive n'apparaît pas toujours distinctement sur toute la longueur de l'intestin ; elle se montre avec beaucoup de netteté au niveau de l'intestin moyen. Les espaces entre les faisceaux conjonctifs renferment des noyaux et des cellules de plusieurs sortes. Parmi les noyaux, les uns appartiennent au tissu conjonctif, les autres représentent sans doute les corpuscules amiboïdes de la cavité générale et de l'appareil circulatoire ; ces derniers se distinguent des noyaux des cellules du tissu conjonctif par leur volume qui est un peu plus considérable et par de nombreuses et fines granulations. Il existe dans les espaces conjonctifs des cellules de plusieurs sortes ; les unes possèdent un protoplasma finement granuleux, les autres rappellent par leurs globules hyalins les cellules muqueuses du revêtement péritonéal. Celles-ci sont très nombreuses dans la couche conjonctive de l'intestin antérieur. On rencontre encore dans les interstices conjonctifs des corps granuleux jaunes très volumineux, formés évidemment par la réunion de plusieurs cellules (Pl. III, fig. 28 et 32 *c d*). La couche conjonctive possède des vaisseaux et de nombreuses lacunes ; nous n'insisterons pas sur la disposition générale et la forme de ces dépendances de l'appareil circulatoire, il nous suffira de renvoyer aux planches 32 et 33 de l'ouvrage de Semper (1) pour en donner une idée générale. Ces vaisseaux sont situés immé-

(1) Semper. *Loc. cit.*

diatement au-dessous de la couche épithéliale interne et pénètrent dans tous les plis et toutes les villosités de la muqueuse intestinale. Ils sont faciles à distinguer sur les coupes à l'aspect homogène et compact de leur contenu. Ils renferment des corpuscules identiques à ceux que nous venons de décrire dans les interstices du tissu conjonctif (Pl. III, fig. 31 *v*). La couche épithéliale interne repose immédiatement sur la couche conjonctive. Dans la région antérieure de l'œsophage, les limites sont même vagues et mal indiquées, les extrémités basilaires des cellules épithéliales semblent pénétrer au milieu des fibres conjonctives. Dans l'intestin postérieur, les cellules épithéliales reposent aussi immédiatement sur la couche conjonctive ; dans l'intestin moyen, au contraire, il existe entre les cellules épithéliales internes et la couche fibreuse une membrane élastique qui se distingue nettement du tissu conjonctif proprement dit (Pl. III, fig. 32 *e l*).

Couche épithéliale interne. — Cette couche du tube intestinal est certainement celle qui offre le plus d'intérêt à cause de son rôle physiologique et de la grande variété des éléments histologiques qui la constituent. Il n'est pas possible de donner de cette couche une description générale pouvant s'appliquer au tube digestif tout entier. Nous procèderons par région et nous décrirons successivement les différentes parties du tube intestinal.

Intestin antérieur. — On peut considérer dans l'intestin antérieur deux régions différentes, la première correspondant à un pharynx, la deuxième à un œsophage. La présence des fibres musculaires longitudinales, en dedans des fibres circulaires, peut être considérée comme caractéristique de la région pharyngienne (Pl. III, fig. 27).

L'épithélium de cette partie du tube digestif est constitué par de longues cellules fibrillaires renflées à leur extrémité libre et pourvues chacune d'un noyau ovale. La situation de ce noyau dans la cellule n'a rien de fixe. Il est placé tantôt au milieu, tantôt près d'une de ses extrémités (Pl. III, fig. 26). Parmi ces cellules épithéliales, on en distingue d'autres d'une forme et d'une nature absolument différentes; elles sont ovales et possèdent un protoplasma finement granuleux, elles se colorent en jaune sous l'influence du picro-carmin. Il est bien évident que ces cellules sont des éléments glandulaires dont le produit doit avoir une action importante sur les aliments ; elles existent en effet sur toute la longueur de l'intestin antérieur et moyen, tandis qu'elles manquent complètement dans l'intestin terminal.

En arrière de la région de l'intestin antérieur que nous venons de désigner sous le nom de pharynx, on remarque que les cellules épithéliales changent subitement de caractère ; elles deviennent beaucoup plus courtes (Pl. III, fig. 28, 29,

34) et se rapportent alors par tous leurs caractères des cellules cylindriques. Toutes sont munies d'un plateau hyalin très volumineux qui pourrait les faire prendre pour des cellules caliciformes. Les coupes de cette région de l'intestin antérieur sont remarquables par le peu d'épaisseur de toutes les tuniques intestinales, la couche épithéliale semble participer au faible développement des tuniques fibreuses et musculaires. L'aspect varie d'ailleurs beaucoup suivant qu'on examine des coupes de l'intestin fixées en extension ou en contraction ; il suffira pour cela de comparer les figures 28 et 29 de la Planche III. On trouve encore dans la couche épithéliale de la même région des cellules glandulaires à protoplasma finement granuleux, semblables à celles que nous venons de décrire dans le pharynx.

Les caractères de l'épithélium intestinal changent ensuite insensiblement et finissent par être complètement différents (Pl. III, fig. 30). On aperçoit alors parmi les éléments épithéliaux proprement dits des cellules glandulaires d'une nature toute particulière et que nous considérons comme caractéristiques de l'intestin moyen.

Intestin moyen. — L'épithélium de l'intestin moyen présente à considérer quatre sortes d'éléments qui peuvent même offrir de nombreuses variétés. Les cellules fondamentales de cette couche sont des éléments épithéliaux d'une forme différente de celle de l'intestin des Vertébrés. Chacun de ces éléments rappelle par sa forme une longue fibre très mince, pourvue d'un noyau ovale (Pl. III, fig. 35 et 38, *a*). Ces cellules fibrillaires sont munies chacune d'un plateau épais et s'étalent légèrement par leur extrémité basilaire sur la couche conjonctive avec laquelle elles sont en rapport immédiat. Elles renferment quelquefois une certaine quantité de protoplasma granuleux accumulé à leur extrémité libre, immédiatement au-dessous du plateau. Ceux-ci en se soudant entre eux, forment une cuticule hyaline qui est un obstacle pour les dissociations; aussi est-il très rare d'observer des cellules fibrillaires complètes, la plupart se présentent sous l'aspect de la figure 35, *a*, *a'*, *a''*. D'autres cellules, légèrement renflées, semblent offrir une forme de transition entre la cellule épithéliale ordinaire et la cellule glandulaire. Sur les coupes perpendiculaires des parois intestinales, l'épithélium se présente comme une couche annulaire finement striée. Cet aspect serait difficile à expliquer, si les dissociations ne faisaient pas connaître la véritable forme des éléments épithéliaux. Les cellules glandulaires de l'intestin moyen sont de trois sortes, les unes sont semblables aux éléments à protoplasma granuleux de l'œsophage (Pl. III, fig. 30, *g'*). Elles possèdent des caractères identiques, mais les granulations sont moins fines.

Les autres offrent des caractères absolument différents; elles possèdent un protoplasma hyalin, ne se colorant pas par les réactifs, et divisé en globules remplissant la cellule tout entière; ces cellules sont donc identiques à celles que

nous avons déjà décrites sous le nom de cellules muqueuses à propos de la couche cellulaire péritonéale ; elles existent sur toute l'étendue du tube intestinal, mais elles sont surtout nombreuses et grosses au niveau de l'origine de l'intestin moyen (Pl. III, fig. 37 *a*, fig. 31 *g*, fig. 30 *g*). Nous considérons ces éléments comme n'ayant qu'un rôle secondaire dans la digestion.

A côté de ces cellules apparaissent des éléments d'une troisième espèce et caractéristiques de l'intestin moyen. Ceux-ci présentent des caractères qui pourraient les faire confondre avec ceux que nous venons de décrire dans le paragraphe précédent. Le contenu de ces cellules est également divisé en globules réfringents et homogènes ; mais ces globules présentent un caractère qui permet déjà de les distinguer absolument; tandis, en effet, que le protoplasma des cellules muqueuses résiste à l'action des réactifs, celui des cellules de l'intestin moyen se colore, au contraire, en rose sous l'influence du picro-carmin (Pl. III, fig. 31 *g*" et fig. 36). On peut, en outre, distinguer dans chacune de ces cellules glandulaires elles-mêmes, une région où le protoplasma ne forme qu'un amas homogène et n'est pas encore divisé en glomérules d'une autre qui correspond à l'extrémité périphérique de l'élément. Le protoplasma est alors divisé en globules volumineux et parfaitement distincts. La forme de ces cellules glandulaires de l'intestin moyen est complètement différente de celle des cellules muqueuses. Celles-ci sont, en effet, ovoïdes, tandis que les autres sont en forme de massue. Le noyau de ces éléments est situé en dehors de la masse protoplasmatique, dans le pédicule basilaire de la cellule. Ces cellules glandulaires en massue existent sur toute l'étendue de l'intestin moyen, mais elles offrent leur plus grand développement dans la partie moyenne de cet intestin, elles disparaissent même complètement vers la limite inférieure de cette partie du tube digestif (Pl. III, fig. 31).

Intestin terminal. — De son origine jusqu'à l'anus, l'épithélium de l'intestin postérieur se présente avec des caractères identiques (Pl. III, fig. 33 et 39). Les cellules épithéliales sont toujours disposées en plusieurs couches. Les unes sont petites et ne présentent rien de particulier. Les autres, celles qui forment le couche superficielle sont, au contraire, bien caractérisées. Chacune d'entre elles outre son noyau et son protoplasma, présente une région hyaline persque absolument transparente formant l'extrémité libre de l'élément. La véritable nature de ces cellules peut être interprétée de différentes manières. On peut les considérer comme de simples cellules épithéliales dont le plateau devenu transparent aurait acquis un développement exagéré ; ou bien voir en elles tout autant de cellules caliciformes. On rencontre encore dans l'épaisseur de la couche épithéliale quelques cellules à mucus. Elles sont sphériques, hyalines et ne présentent rien de remarquable.

## APPAREIL CIRCULATOIRE.

Nous étudierons dans un même chapitre la structure des vaisseaux de l'appareil circulatoire et celle de ses principaux appendices, c'est-à-dire, les vésicules de Poli.

Les vaisseaux de l'intestin de l'*Holothuria tubulosa* offrent une structure fondamentale semblable à celle des parois de la plupart des organes, c'est-à-dire, une couche péritonéale possédant un grand nombre de cellules muqueuses, une couche de fibres musculaires circulaires, une tunique conjonctive et enfin un revêtement de cellules endothéliales; ces éléments sont souvent recouverts par des cellules sphériques renfermant un protoplasma absolument hyalin. Ces derniers éléments appartiennent au liquide de l'appareil circulatoire. Les vaisseaux du *rete mirabile* de Semper présentent une structure identique. Chez l'*Holothuria impatiens*, le *rete mirabile* est très développé et constitue un amas assez volumineux de vaisseaux sanguins. Leur structure fondamentale ne présente rien de particulier. La couche péritonéale seule offre quelque intérêt; elle est ici entièrement constituée par des cellules muqueuses excessivement développées et ayant pris entièrement la place des cellules endothéliales. Ces cellules muqueuses sont semblables à celles que nous décrirons à propos des tubes testiculaires des *Cucumaria*.

Les vaisseaux de la partie du système circulatoire, désigné sous le nom d'appareil aquifère, ne diffèrent pas, comme structure générale, de ceux que nous venons de décrire.

Vésicules de Poli. — Les différentes espèces des genres *Holothuria* et *Cucumaria* possèdent des vésicules de Poli ayant des structures semblables. La description que nous allons donner de ces annexes de l'appareil circulatoire peut s'appliquer à la classe des Holothuries tout entière.

La forme de ces vésicules n'a rien de constant; elles sont cependant presque toujours ovoïdes et renferment un liquide transparent contenant de nombreux corps bruns de volumes variables qui flottent semblables à des gouttelettes de graisse, à la surface du liquide transparent. Ce liquide contient un grand nombre de corpuscules amiboïdes et des cellules semblables à celles qui ont été décrites et figurées par Patrick Geddes. La transparence presque complète des parois de ces vésicules permet de distinguer, fixés contre leur face interne, des corps bruns le plus souvent sphériques, quelquefois pédonculés. Le volume et le nombre de ces corps est très variable; les uns sont à peine visibles à l'œil nu, les autres

atteignent deux à trois millimètres de diamètre ; ces corps sont très friables et l'on retrouve leurs éléments constitutifs mêlés aux globules de l'appareil circulatoire.

Les parois des vésicules de Poli peuvent être étudiées directement et par transparence après l'action successive de l'acide osmique, de l'acide picrique et du picro-carmin, ou bien après celle du nitrate d'argent. Elles peuvent être étudiées également à l'aide de coupes perpendiculaires.

Vues la face interne en haut, les vésicules de Poli paraissent formées par une série de plans superposés qui se montrent successivement en imprimant un léger mouvement à la vis du microscope. On remarque d'abord les taches brunes que nous venons de signaler ; il est facile de s'apercevoir que chacun de ces corps bruns est formé par une foule de petits corpuscules fortement réfringents et semblables à des vésicules adipeuses qui seraient légèrement colorées en jaune (Pl. IV, fig. 41). On distingue, en outre, une foule de noyaux fortement colorés par le carmin. Ces noyaux sont tantôt régulièrement disséminés à la surface de la membrane, tantôt groupés en petits amas. Il est fort difficile de distinguer les contours des cellules qui les renferment, en examinant des préparations conservées dans la glycérine ; par exception, les préparations montées dans le baume donnent sur ce point des résultats plus nets. Sur ces préparations, il est possible de distinguer autour des noyaux une petite zone transparente et limitée par des contours irrégulièrement circulaires ou polygonaux. Les éléments ainsi constitués forment l'épithélium interne des vésicules de Poli. On remarque, ainsi que nous l'avons déjà dit, que sur certains points ces noyaux, au lieu d'être groupés en une seule couche, sont disposés en amas ; il est alors possible de distinguer au milieu d'eux, une ou plusieurs cellules granuleuses jaunes, les corps bruns semblent être une forme plus avancée de cet état. L'étude des éléments de la face interne des vésicules de Poli, à l'aide des dissociations, démontre bien d'ailleurs que les corps bruns proviennent d'une sorte de dégénérescence granulo-graisseuse de l'épithélium interne. Dans le liquide des dissociations, on distingue les éléments suivants (Pl. IV, fig. 44) : d'abord des cellules relativement petites et dans lesquelles un noyau très développé et nullement granuleux occupe toute la capacité de la cellule ; ensuite des éléments plus volumineux pourvus d'un protoplasma renfermant un grand nombre de granulations, réfringentes à la manière des granulations graisseuses (Pl. IV, fig. 44, *b* et *c*). On rencontre enfin dans les mêmes préparations, des éléments plus volumineux uniquement constitués par des granulations granulo-graisseuses et dépourvus de noyaux. Les corps bruns, constitués par des amas de corps granuleux jaunes, ne seraient donc que le résultat du groupement des cellules en dégénérescence, ils représenteraient le dernier terme de l'évolution des cellules épithéliales de la face interne des vésicules de

Poli, et si l'on considère ces corpuscules comme des éléments morts et devant être rejetés de l'organisme, il est permis de croire que les vésicules de Poli jouent un rôle important dans les fonctions d'excrétion, ou plus exactement dans la formation des corps jaunes.

Immédiatement au-dessous de l'épithélium interne, existe une couche fibro-musculaire. La position relative des fibres musculaires et du tissu conjonctif est difficile à préciser et il est nécessaire d'avoir recours aux coupes (Pl. IV, fig. 43).

A l'aide de cette méthode, il est facile de démontrer que la couche fibro-musculaire est représentée par des éléments contractiles situés immédiatement au-dessous des cellules épithéliales internes et par une lame fibreuse placée entre les fibres musculaires et les cellules de la couche péritonéale.

Les fibres musculaires des vésicules de Poli sont disposées suivant une seule couche. L'examen direct et par transparence laisse distinguer dans les parois des vésicules, une foule de stries parallèles serrées les unes contre les autres ; ces stries représentent des fibres musculaires circulaires qui présentent le plus souvent une très grande finesse. Elles sont faciles à isoler si l'on s'adresse aux vésicules de Poli des Cucumaria ; elles sont beaucoup plus intimement soudées entre elles chez les Holothuries ; la structure de ces fibres est la même dans les deux cas. Elles sont très fines et d'une longueur démesurée ; leur réfringence, leur minceur pourrait les faire prendre pour des fibres élastiques (Pl. IV, fig. 47 et 48), mais la présence constante d'un noyau démontre bien que nous sommes en présence de véritables fibres musculaires. Chez l'*Holothuria tubulosa*, ces fibres sont plus courtes, fusiformes, possèdent le plus souvent des expansions membraneuses irrégulières qui les soudent entre elles (Pl. IV, fig. 45). Ces fibres musculaires sont toujours munies d'un noyau externe et sont dépourvues de stries ; si on les examine sur des pièces provenant de vésicules de Poli fixées à l'état de contraction, on distingue sans peine, outre les noyaux toujours plus fortement colorés, une foule de renflements irréguliers qui sont le résultat de la contraction des parois de la vésicule. Les fibres musculaires longitudinales manquent complètement.

En dehors des fibres musculaires, on aperçoit par transparence et sur les coupes une zone faiblement colorée par les réactifs, pourvue de nombreux noyaux et finement striée en long. Cette zone est évidemment formée par des faisceaux longitudinaux de tissu conjonctif. On distingue dans cette couche fibreuse des éléments de plusieurs sortes. Ceux qui attirent d'abord l'attention à cause de leur grand nombre sont des noyaux tantôt isolés, tantôt situés au milieu d'un protoplasma granuleux, constituant avec leurs nombreux prolongements étoilés de véritables cellules de tissu conjonctif muqueux (Pl. IV, fig. 46 *t*). On aperçoit encore, dans l'épaisseur de la couche conjonctive, des cellules granuleuses jaunes semblables à celles de l'épithélium interne. Ces cellules sont tantôt isolées, munies d'un

noyau et montrant des granulations bien distinctes, tantôt au contraire groupées en amas volumineux, formant entre les lames de la tunique conjonctive de véritables amas.

Nous avons appliqué à l'étude de la couche cellulaire péritonéale les imprégnations par le nitrate d'argent. On sait les difficultés que l'emploi de ce réactif rencontre lorsqu'on veut l'appliquer à l'étude des animaux marins : nous n'insisterons pas sur les précautions que doivent prendre les anatomistes lorsqu'ils veulent appliquer cette méthode à l'étude d'animaux dont les différents tissus sont toujours en contact avec l'eau de mer ; nous dirons seulement qu'en lavant à l'eau distillée, avant d'employer les sels d'argent, on peut arriver à obtenir des préparations comparables par leur netteté à celles qu'on obtient en traitant par les solutions de nitrate d'argent, le mésentère ou le péritoine des Vertébrés supérieurs.

Nous avons pu, en employant cette méthode, démontrer la présence d'un véritable endothélium sur la face externe des vésicules de Poli (Pl. IV, fig. 42). L'aspect de ces préparations diffère beaucoup suivant que la pièce a été traitée à l'état d'extension ou de rétraction. Dans le premier cas, les cellules paraissent plus larges et leurs contours sont à peine onduleux ; dans le second cas, au contraire, les cellules endothéliales paraissent plus petites et leurs contours sont semblables à ceux des vaisseaux lymphatiques ; on distingue de plus sur certains points entre les cellules endothéliales, des dépôts noirs intercellulaires auxquels il est difficile d'attribuer un rôle important. Les cellules que nous venons de décrire quoique très plates et disposées suivant une seule couche, comme tous les endothéliums, sont néanmoins vibratiles. On rencontre encore ici les cellules muqueuses de la couche péritonéale du tube digestif et des parois du corps, mais nous ne reviendrons par sur leur description.

Le liquide de l'appareil circulatoire (système aquifère et appareil circulatoire du tube digestif) renferme des éléments figurés identiques à ceux du liquide de la cavité générale. Les uns sont des corpuscules amiboïdes dont les formes changent à chaque instant, les autres sont des cellules granuleuses jaunes tantôt munies, tantôt dépourvues de noyau. Tous ces éléments sont semblables à ceux qui ont été décrits et figurés par Patrick Geddes (1). Nous ne nous arrêterons pas à les décrire, nous dirons seulement que les corpuscules pigmentaires paraissent représenter le dernier stade de la vie des corpuscules amiboïdes. On trouve encore dans le liquide de la cavité générale, chez les *Cucumaria*, des cellules plates en forme de lamelles qui proviennent sans doute de l'épithélium péritonéal.

---

(1) Patrick Geddes. *Observations sur le fluide périviscéral des Oursins*. Archives de Zoologie expérimentale. T. VIII, 1879-80, n° 4.

## ORGANES ARBORESCENTS.

La plupart des naturalistes s'accordent pour considérer les organes arborescents comme jouant un rôle dans la respiration des Holothuries. Nos observations sur la structure histologique de ces organes confirment l'opinion généralement admise. Chacun de ces organes se compose, ainsi qu'on le sait depuis longtemps, d'une série d'ampoules portées sur un tronc commun qui les met en rapport avec le cloaque. Les mouvements de l'animal, combinés avec la contraction des ampoules elles-mêmes, aspirent et chassent alternativement l'eau de mer de ces organes. La seule méthode qu'il soit possible d'employer pour l'étude des vésicules des organes arborescents, est l'examen par transparence, soit directement, soit après l'action des réactifs fixateurs et colorants. L'examen des parois des ampoules d'un animal vivant ne nous apprend pas grand'chose sur leur structure. On distingue seulement une membrane hyaline, faiblement vibratile et contenant quelques fibres musculaires. Pour pénétrer davantage la structure de ces vésicules, il faut avoir recours à l'emploi de l'acide osmique et du nitrate d'argent. Le picro-carmin, employé après l'action de l'acide osmique, démontre l'existence de nombreux noyaux appartenant aux cellules qui tapissent les deux faces de chaque vésicule. Les contours des cellules elles-mêmes sont très difficiles à distinguer. Celles de la face interne sont plus petites et finement granuleuses, celles de la face externe sont plus grandes et l'emploi du nitrate d'argent est nécessaire pour démontrer leurs contours. (Pl. IV, fig. 49 et 50). On distingue, en outre, quelques cellules granuleuses jaunes appliquées sur la face interne, et sur la face externe des cellules muqueuses avec leurs globules réfringents et leurs noyaux. Ces deux couches de cellules sont séparées par une mince membrane hyaline qui renferme des fibres musculaires disposées sans ordre et entrecroisées dans toutes les directions. L'étude de ces fibres musculaires ne nous a fait connaître aucun fait nouveau.

## ORGANE DE CUVIER.

La structure et les fonctions de ce curieux appareil étaient récemment encore tout-à-fait inconnues. On lui attribuait des fonctions glandulaires en se basant sur les recherches de Carus, qui disait avoir trouvé de la guanine dans ces organes. Selenka disait également y avoir rencontré de l'acide urique, mais il est très probable que ni l'un ni l'autre n'ont examiné les véritables organes de Cuvier. Carus semble surtout les avoir confondus avec les organes arborescents. Enfin, plus

récemment, deux anatomistes du plus grand mérite, Semper et Greef, se sont livrés à une étude attentive de ces organes.

Semper a donné des corps de Cuvier une description qui diffère sur plusieurs points de ce qu'il nous a été possible d'observer. Nous reproduisons ici une courte analyse des recherches du savant naturaliste allemand ; les résultats de ses observations anatomiques et les déductions qu'il en tire sur le mode d'expulsion de ces tubes s'éloignent en effet sensiblement des nôtres.

Après avoir rappelé quels sont les genres qui possèdent ces organes, Semper aborde la structure histologique. Il a pu étudier les tubes de Cuvier chez plusieurs espèces et même chez des genres différents. Les *Holothuria impatiens*, *vagabunda*, *erinaceus*, *tenuissima*. *Bohadschia marmorata* et *Mulleria nobilis*.

Semper donne une description générale de la structure de ces tubes chez toutes les Holothuries. Il décrit d'abord un épithélium vibratile au-dessous duquel existe une membrane cellulaire plissée transversalement ; cette seconde membrane cellulaire enveloppe un cordon conjonctif complètement massif dans lequel on distingue des cellules jaunâtres et des fibres qui semblent musculaires. Semper aborde ensuite l'étude détaillée de ces organes chez différentes espèces. Nous laisserons de côté les descriptions qui se rapportent à des espèces exotiques pour reproduire les résultats de ses recherches sur l'*Holothuria impatiens*. Celle-ci est en effet la seule espèce de nos côtes qui possède un organe de Cuvier, les observations de Semper sur ce sujet nous intéressent donc particulièrement.

« Chez l'*Holothuria impatiens*, la couche conjonctive externe, placée au-dessous de la couche cellulaire plissée, est très fortement fibreuse ; la direction de ses fibres, au milieu desquelles on ne voit qu'un très petit nombre de grandes eellules, est oblique par rapport à l'axe, mais les extrémités externes de ces fibres se recourbent d'une façon presque perpendiculaire à la surface ; elles sont certainement en communication avec les fibres intérieures, formant des traînées minces et ondulées. Elles ne sont séparées de ces dernières que par un réseau musculaire, formant des mailles rectangulaires très lâches. Les fibres annulaires resserrent faiblement ce cordon interne. A l'intérieur, les éléments cellulaires manquent complètement. »

Le savant professeur de l'Université de Wurtzbourg expose ensuite le résultat de ses observations sur le mécanisme à l'aide duquel les tubes de Cuvier sont lancés par l'animal. Nous reproduirons l'opinion de Semper, après avoir exposé les résultats de nos propres recherches anatomiques.

L'étude des tubes de Cuvier présente des difficultés particulières qui tiennent à leur structure et à leurs propriétés physiologiques. L'acide osmique est encore le réactif fixateur que nous avons préféré. Nous l'avons employé pour l'étude des tubes encore contenus dans le corps de l'animal, aussi bien que pour ceux qui avaient été déjà lancés à l'extérieur. Les coupes de ces organes s'exécutent facilement,

mais il n'en est pas de même pour les dissociations. Quelle que soit la méthode suivie et le réactif employé, eau distillée, liqueur de Muller, alcool au tiers, on rencontre toujours les mêmes difficultés. En effet, si tous ces réactifs font perdre aux tubes de Cuvier leurs propriétés adhésives, ceux-ci n'en restent pas moins très facilement extensibles, de telle sorte qu'il est impossible de dissocier un tube de l'organe de Cuvier rétracté, le premier résultat de l'action des aiguilles étant de tirailler les fibres conjonctives et de modifier complètement l'état du filament. L'étude des tubes rejetés par l'animal présente encore des difficultés plus grandes. Ils adhèrent en effet à tous les instruments avec lesquels on veut les saisir et il est difficile d'en obtenir des fragments qui n'aient pas été altérés par les tentatives auxquelles il faut se livrer pour les détacher. Le procédé qui nous a le mieux réussi consiste à soulever un de ces tubes sur une lame de verre, et à l'examiner ensuite directement, ou après l'avoir traité sur la lame elle-même par différents réactifs. C'est, croyons-nous, cette dernière méthode que Semper doit avoir employée. La description qui suit se rapporte entièrement à des tubes à l'état de rétraction, pris dans le corps de l'animal et étudiés à l'aide des méthodes ordinaires, c'est-à-dire les coupes et les dissociations.

Les corps de Cuvier de l'*Holothuria impatiens* se présentent sous l'aspect de tubes groupés en amas volumineux et fixés à la base de l'organe arborescent près du cloaque. Ces tubes sont blancs, leur nombre varie beaucoup suivant les individus. Chez ceux qui n'ont pas eu le temps de les rejeter, il doit en exister plusieurs centaines. A côté de ces tubes, à leur base, et fixés également sur l'organe arborescent, existent des tubes plus petits, difficiles à apercevoir et réduits à quelques fibres musculaires contractées; ils représentent les restes, les pédicules sans doute de ceux qui ont été rejetés. La forme des tubes de l'organe de Cuvier est comparable à celle d'un fuseau très allongé. Chacun d'eux se compose essentiellement des couches suivantes, dont les coupes longitudinales et transversales démontrent sans peine l'existence (Pl. V, fig. 51). A l'extérieur, et recouvrant les tubes tout entiers, on constate d'abord l'existence de deux couches épithéliales distinctes. Au-dessous de ce revêtement épithélial, on aperçoit une couche fibreuse qui surmonte elle-même deux couches musculaires. La première, formée de fibres longitudinales, est disposée en faisceaux distincts, la deuxième, interne par rapport à la première, est constituée par une couche continue de fibres musculaires circulaires.

En dedans de cette double gaîne musculaire existe un épais cordon de tissu fibreux au centre duquel on peut apercevoir un canal à contour irrégulier. Ces différentes couches présentent chacune des particularités histologiques qui font qu'elles doivent être étudiées en détail.

Couches épithéliales. — Elles sont formées de deux assises cellulaires composées d'éléments d'aspects absolument différents. Les coupes transversales seules sont à peu près dépourvues d'utilité pour l'étude de l'épithélium. Sur ces coupes, les couches épithéliales apparaissent comme une zone des tubes de Cuvier plus fortement colorée par l'acide osmique et par la plupart des réactifs colorants; on y remarque seulement des lignes épaisses et granuleuses, interrompues régulièrement à des distances à peu près égales et semblables plutôt à des fibres musculaires d'un genre tout particulier qu'à des éléments épithéliaux. Il est complètement impossible, en examinant ainsi les tubes de Cuvier, de se faire une idée nette de l'épithélium qui le recouvre, on pourrait plutôt douter de son existence (Pl. V, fig. 51 et 52, *e*, *ei*).

Les coupes longitudinales et surtout les dissociations permettent, au contraire, d'acquérir une idée nette de la véritable nature de cet épithélium. On distingue sur ces coupes, près du bord externe, une zone très fortement colorée, paraissant formée par des éléments semblables à des cellules cylindriques disposées perpendiculairement à l'axe du tube de Cuvier. Immédiatement au-dessus et en dehors de cette couche cellulaire, on aperçoit une zone mince, à peine colorée par les réactifs et paraissant presque hyaline. Dans cette zone, on distingue des noyaux qui indiquent des cellules dont les limites sont à peine visibles (Pl. V, fig. 53, *ee*). Il serait presque impossible d'avoir une idée nette des cellules de cette couche, si l'on n'avait pas recours aux dissociations, mais avant d'exposer les résultats de nos observations à l'aide de cette méthode, étudions en observant les coupes, les cellules placées immédiatement au-dessous de celles-ci et qui se présentent avec un aspect si bizarre.

Au-dessous de la couche hyaline, limitant extérieurement les coupes des tubes de l'organe de Cuvier, on aperçoit ces éléments que nous venons de comparer à des cellules cylindriques (Pl. V, fig. 53, *ei*), ils correspondent évidemment à l'épithélium interne ou plissé de Semper. Chacune de ces cellules semble être composée de deux parties distinctes bien qu'exactement accolées; elles paraissent granuleuses et se colorent en brun orangé sous l'influence successive de l'acide osmique et du picro-carmin. Chacun de ces éléments semble être maintenu par des faisceaux conjonctifs de la couche fibreuse externe qui paraissent les rattacher à la couche musculaire.

A l'aide des dissociations, on obtient sans peine et complètement isolées, les cellules des deux couches épithéliales (Pl. V, fig. 55, 56 et 57). Les cellules de la couche épithéliale interne sont difficiles à reconnaître tellement leur forme est devenue différente. On arrive aussi à distinguer à l'aide d'une observation attentive les cellules aplaties formant le revêtement tout-à-fait externe des tubes de l'organe de Cuvier (Pl. V, fig. 55, *ee*). Les limites de ces cellules se confondent,

leurs noyaux sont difficilement visibles, et elles présentent des dessins qui rendent leurs contours encore plus pénibles à apercevoir. Leur surface tout entière semble être divisée en un grand nombre de petites cellules par un réseau formé de mailles à contours polygonaux. Ces cellules épithéliales reposent directement sur celles de la couche sous-jacente et sont même soudées intimement entre elles.

Les cellules de la couche épithéliale interne possèdent des formes très variées, différentes de celles de la couche épithéliale externe, bien qu'ayant une structure fondamentale analogue. Lorsqu'elles sont encore adhérentes aux tubes de Cuvier et qu'on les examine dans cette situation, elles apparaissent comme des lignes larges et parallèles, interrompues à des distances inégales et grossièrement granuleuses, elles sont très fortement colorées par les réactifs et ne révèlent aucun détail de leur structure. Si on les examine complètement isolées et vues de côté, elles se présentent sous une forme absolument différente (Pl. V, fig. 56); elles apparaissent alors comme tout autant de rectangles à contours irréguliers et toujours plus ou moins courbes. Chacune de ces cellules présente toujours un de ses larges côtés plus épais, plus irrégulier et plus fortement granuleux que l'autre ; ce bord correspond, ainsi qu'il a été possible de nous en assurer au côté externe de ces cellules; le côté opposé, celui par lequel ces éléments sont en rapport avec la couche conjonctive externe, est plus mince; il présente toujours une courbe légèrement concave. Si l'on examine ces cellules encore plus attentivement et en imprimant à la vis micrométrique un léger mouvement, on reconnaît que chacun de ces éléments se compose d'une mince lamelle pliée en deux parties égales, suivant une ligne passant par le noyau; de telle sorte que, vues de côté, ces cellules paraissent formées de deux feuillets superposés; leur aspect est ainsi tout-à-fait comparable à celui que présenterait un livre légèrement entr'ouvert. Si l'on examine un certain nombre de ces éléments, on finit par en rencontrer quelques-uns qui se montrent d'une manière très favorable et permettent de confirmer la description que nous venons d'en donner (Pl. V, fig. 57). Quelquefois, en effet, à la suite des manœuvres nécessaires pour isoler ces cellules, les deux feuillets, qui les constituent, s'écartent davantage et l'élément vu d'en haut apparaît alors comme une sorte de gouttière. Cet aspect confirme bien la description que nous venons de donner des cellules de l'épithélium interne et nous croyons pouvoir désigner ces éléments sous le nom de cellules en gouttière. Cet état tout particulier de ces cellules est, sans doute, un résultat de la contraction des tubes de l'organe de Cuvier ; c'est ainsi que lorsque un de ces filaments a été lancé par l'animal, ces curieux éléments semblent avoir complètement disparus, on a alors un aspect rappelant la figure 13 de la planche XXXVII de l'ouvrage de Semper et on comprend pourquoi le naturaliste allemand n'a pas observé ces cellules épithéliales sous la forme que nous venons de décrire. On retrouve dans ces éléments

de nombreuses granulations renfermées dans des espaces à contours polygonaux indiquées par des lignes claires. La constitution intime de ces cellules en gouttière se rapproche donc beaucoup de celles des cellules de l'épithélium externe et il est très probable qu'elles sont de même nature, bien que leur aspect soit absolument différent sur les tubes rétractés. Ainsi que nous espérons pouvoir le démontrer à la fin de ce paragraphe, nous croyons qu'on peut attribuer à ces cellules les propriétés adhésives des filaments de l'organe de Cuvier.

Couche fibreuse externe. — Les cellules épithéliales ne reposent pas directement sur la couche musculaire, elles en sont séparées par une couche conjonctive dont les fibres sont dirigées perpendiculairement à l'axe du tube. Ces fibres semblent rattacher la couche épithéliale interne à la couche musculaire, mais en réalité, elles passent à travers les faisceaux musculaires et vont se continuer directement avec le cordon conjonctif de l'axe des tubes de l'organe de Cuvier. Semper a eu raison de dire que la couche fibreuse externe dépendait du cordon central.

Couche musculaire. — Les fibres musculaires sont les unes longitudinales, les autres circulaires. Les premières sont situées en dehors des fibres circulaires; elles sont disposées en faisceaux bien distincts, placées au milieu des fibres conjonctives et nullement confondues en une couche continue. Les fibres circulaires sont situées en dedans des précédentes; elles sont disposées au nombre de trois ou quatre en petits faisceaux qui forment eux-mêmes une couche continue située immédiatement en dedans des fibres longitudinales. Sur les tubes de l'organe de Cuvier, étudiés à l'état d'extension, ces fibres musculaires circulaires paraissent formées de minces anneaux qui étranglent l'axe conjonctif. Les fibres des organes de Cuvier ne présentent aucun caractère particulier elles sont cylindriques, minces, fusiformes, complètement lisses et munies d'un noyau situé en dehors de la fibre (Pl. V, fig. 59).

Masse fibreuse centrale. — Le tissu conjonctif qui occupe la partie centrale des tubes est groupé en faisceaux ayant une disposition difficile à interpréter en étudiant les coupes longitudinales ou transversales. Pour en acquérir une idée nette, il faut nécessairement recourir aux dissociations. A l'aide de cette méthode, on reconnaît sans peine que les faisceaux de tissu conjonctif, très minces, colorés en rose par le picro-carmin sont composés de fibrilles irrégulièrement aplaties, en forme de rubans contournées sur elles-mêmes. Ces faisceaux ne sont pas disposés parallèlement à l'axe des tubes, ils sont repliés sur eux-mêmes de manière à présenter sur des pièces complètement dissociées, l'aspect d'une ligne brisée;

il est facile de reconnaître en même temps au sommet de chacun des angles de cette ligne brisée, des cellules granuleuses ou de simples noyaux indiquant la présence des cellules du canal axial. On distingue sur les coupes, outre les faisceaux conjonctifs, des fibres à contours beaucoup plus nets, plus minces, moins transparentes et très finement granuleuses. Ces fibres se rapprochent des fibres élastiques par quelques-unes de leur propriétés; mais elles s'en éloignent par la plupart de leurs caractères histologiques.

La masse conjonctive centrale renferme des cellules de plusieurs sortes. L'étude de ces éléments se confond avec celle des cellules du canal axial.

Au centre de chaque tube de l'organe de Cuvier, on rencontre un canal irrégulier possédant plusieurs arêtes longitudinales alternant avec tout autant de sillons. Il en résulte que sur les coupes transversales, la lumière de ce canal n'apparaît pas comme parfaitement circulaire, mais qu'elle présente autant de parties saillantes qu'il existe de sillons longitudinaux (Pl. V, fig. 51, *c a*). On remarque sur le bord de ce canal et en tapissant toutes les anfractuosités, des éléments de forme et d'aspect variés; mais pour acquérir des notions exactes sur la véritable nature de ces cellules, on doit avoir recours de préférence aux coupes longitudinales et aux dissociations. A l'aide de ces deux méthodes, on reconnaît sans peine que le canal central possède deux sortes de cellules; les unes ont un protoplasma presque complètement homogène, nullement granuleux, le noyau semble manquer dans beaucoup de cas, l'ensemble de la cellule est colorée en gris. Les autres sont sphériques ou ovoïdes, le picro-carmin colore seulement leur noyau, la purpurine et l'hématoxyline les colorent avec beaucoup plus d'intensité, elles sont tout-à-fait comparables aux cellules muqueuses. La situation de ces cellules est assez difficile à définir : placées entre les faisceaux conjonctifs, elles paraissent pousser entre eux de minces prolongements; d'autres fois, au contraire, elles recouvrent plus ou moins les parois du canal axial sans pénétrer entre les lamelles fibreuses qui le bordent. Ces cellules muqueuses des tubes de l'organe de Cuvier se rencontrent encore loin du canal entre les faisceaux de tissu conjonctif; elles paraissent alors entièrement constituées par des amas de corpuscules réfringents renfermés dans une membrane d'enveloppe difficile à démontrer. Un de ces corpuscules, qui correspond évidemment au noyau, se colore seul par le carmin (Pl. V, fig. 58, *o*). On trouve entre les faisceaux de tissu conjonctif des cellules réunies le plus souvent deux par deux, ayant souvent la forme d'un croissant et qui semblent être des éléments de la nature de ceux que nous venons de décrire, mais plus jeunes et en voie de division.

D'autres éléments se rencontrent encore dans les tubes de Cuvier (Pl. V, fig. 60). Ils sont étoilés, pourvus de prolongements excessivement longs, ils pourraient être pris pour des éléments nerveux. Nous croyons qu'on doit les considérer plutôt

comme de simples cellules du tissu conjonctif muqueux munies de prolongements d'une longueur exagérée.

Si nous examinons un tube de l'organe de Cuvier expulsé et flottant dans l'eau, les modifications principales que nous apercevons sont les suivantes : l'épithélium externe semble manquer complètement ; à sa place, on distingue une couche de grandes cellules plates rectangulaires qui correspondent à tout autant de cellules en gouttière étalées et absolument transformées dans leur aspect. Au-dessous, les fibres musculaires sont dissociées et les faisceaux de la masse conjonctive centrale ne sont plus enroulés et repliés sur eux-mêmes.

Maintenant que nous connaissons la structure de l'organe de Cuvier, nous pouvons passer en revue les opinions qui ont été émises sur le rôle physiologique de ces organes et sur le mécanisme de leur expulsion. Deux zoologistes, Semper (1) et Greef (2), se sont occupés récemment des fonctions de l'organe de Cuvier. Le premier de ces naturalistes a observé l'extension et la rétraction alternative de ces tubes chez *Bohadschia marmorata* et il a donné de ce mécanisme une opinion que nous croyons devoir analyser ici.

« Chez *Bohadschia marmorata*, dit Semper, je n'ai pas observé l'expulsion des tubes ; mais, par contre, ils m'ont donné des preuves de leur faculté d'extension. Ces tubes doivent posséder une contractibilité propre, reposant dans le tube lui-même ; par conséquent ils doivent aussi posséder des muscles. Deuxièmement, l'extension de ces tubes ne peut résulter que d'une pénétration du sang à leur intérieur. »

Semper n'a pas pu démontrer l'existence de ces vaisseaux ; il pense que s'ils existent réellement, ils ne peuvent provenir que du cloaque ou du poumon. La démonstration indubitable de ces vaisseaux serait en même temps, ajoute Semper, une preuve en faveur de l'hypothèse qu'il existe des vaisseaux sanguins dans les poumons et le cloaque. Le savant professeur de l'Université de Wurzbourg croit que les corps de Cuvier ne sont pas des glandes, mais des organes particuliers gluants. Cette propriété appartiendrait seulement aux cellules de la couche épithéliale interne, elle ne se manifesterait pas lorsque cette couche cellulaire ferait défaut. Les tubes de l'organe de Cuvier seraient des armes d'une nature particulière.

Avant les recherches de Semper, Muller avait comparé ces tubes aux cœcums interradiaires des Astéries, opinion rejetée avec raison par Gegenbaur.

Leydig et Gegenbaur ont considéré les organes de Cuvier comme des reins.

---

(1) Semper. *Loc. cit.*

(2) Greef. *Ueber den Bau (und die Entwickelung), der Echinodermen. Vierte und fünfte Mittheilungen*, SB. Ges. Marb. 1876, pag. 16-29, 83-95. Analyse dans *Zoological Record*, vol. XIII, 1876.

Cependant, comme ces organes manquent chez la plupart des Holothuries, il est impossible de leur attribuer des fonctions aussi importantes que celles de la sécrétion urinaire. Cette interprétation n'est pas soutenable et leur structure n'appuie nullement cette manière de voir.

Nous ne connaissons le mémoire de Greef que par la courte analyse du zoological Record. Ce savant naturaliste partage l'opinion de Semper et considère les tubes de Cuvier comme des armes particulières servant à la défense de l'animal.

Semper donne du mécanisme de l'extension des tubes de l'organe de Cuvier une opinion que nous ne pouvons pas adopter. Il est facile, en effet, de remarquer une absence complète de vaisseaux sanguins dans cet organe. Nous croyons qu'il est possible d'expliquer le mécanisme de l'expulsion de ces tubes, si l'on tient compte de la présence des fibres musculaires et de la disposition particulière qu'affectent les faisceaux de tissu conjonctif dans leur intérieur. Les fibres musculaires doivent, en effet, jouer un rôle important dans la physiologie de cet organe. Les fibres circulaires, en rapprochant les faisceaux de tissu conjonctif et les fibres longitudinales, en les empêchant de se dérouler, doivent contribuer beaucoup à maintenir les tubes de l'organe de Cuvier dans l'état où on les observe à l'intérieur du corps de l'animal. Si l'on admet qu'à un cèrtain moment, par suite de la contraction du corps de l'animal, et aussi, sans doute, de l'action des fibres propres à cet organe, un certain nombre de ces tubes soient lancés à l'extérieur à travers le cloaque et l'anus, on comprendra comment les faisceaux de tissu conjonctif n'étant plus maintenus par l'action des fibres musculaires, s'étendent, se déroulent en commençant par leur région basilaire et puissent donner aux tubes de l'organe de Cuvier une longueur vingt à trente fois plus grande.

Si l'on examine une Holothurie, ayant lancé un grand nombre de filaments, on trouve à côté de l'amas des tubes encore intacts un grand nombre de petits appendices implantés à côté d'eux sur la base de l'organe arborescent. Il est facile de s'assurer que chacun de ces petits tubes représente les restes d'une partie de la gaîne musculaire d'un tube de l'organe de Cuvier; on y observe, en effet, de nombreuses fibres musculaires contractées. D'un autre côté, si l'on considère que les tubes lancés par l'animal ne sont pas réduits à leur axe conjonctif, mais qu'ils sont accompagnés de leurs fibres musculaires et d'une grande partie de leur revêtement épithélial, on peut supposer que les tubes se détachent à leur point d'insertion près du cloaque et que les pédicules restent seuls à l'intérieur du corps.

Les filaments des corps de Cuvier ne sont nullement gluants lorsqu'ils sont rétractés et encore contenus dans le corps de l'animal ; ils acquièrent cette propriété seulement lorsqu'ils ont été lancés à l'extérieur et qu'ils flottent dans l'eau ambiante. Ceci semble démontrer que leurs propriétés nouvelles résultent d'une modification de leur état primitif. Si l'on compare la constitution histologique d'un filament

expulsé à celle de ceux qui sont encore contenus dans le corps, la première particularité qui attire l'attention résulte de la modification présentée par la couche cellulaire interne. Dans le premier cas, en effet, les cellules de cette assise sont repliées en gouttière; dans le second, au contraire, elles se sont étalées et ont perdu leur forme caractéristique. En même temps, les cellules de l'épithélium externe ont presque complètement disparu.

Nous remarquons aussi que les couches musculaires semblent s'être dissociées, de telle sorte que les filaments de l'organe de Cuvier sont presque réduits à la masse conjonctive centrale et aux cellules en gouttière devenues des cellules plates.

La comparaison de ces deux états nous semble indiquer la nécessité d'attribuer aux cellules de l'épithélium interne un rôle prépondérant dans les propriétés des corps de Cuvier; mais il est évident que les fibres de la masse conjonctive centrale qui s'isolent avec la plus grande facilité et les éléments cellulaires qu'elles possèdent doivent accroître encore cette faculté en enveloppant tous les corps en contact avec l'animal dans un réseau excessivement fin et serré.

Quant au rôle physiologique de cet organe, nous pensons avec Semper et Greef qu'on doit le considérer comme un appareil servant à la défense de l'animal. Il est facile, en effet, de reconnaître combien ces gros filaments gluants sont incommodes pour les animaux qu'ils atteignent.

## ORGANES DE LA REPRODUCTION.

Tous les anatomistes connaissent la disposition générale de l'appareil reproducteur des Holothuries. On sait que ces organes mâles ou femelles se composent d'une foule de tubes tantôt simples, tantôt plus ou moins ramifiés. Ces tubes sur les parois desquels les éléments reproducteurs prennent naissance, aboutissent à un conduit excréteur qui vient se terminer près de l'ouverture buccale entre les tentacules.

Les appareils mâles et femelles possèdent une structure fondamentale identique. Nous rencontrons encore ici les couches essentielles qui existent dans la plupart des organes, c'est-à-dire un revêtement cellulaire péritonéal, une assise de fibres musculaires, une tunique fibreuse et une couche épithéliale interne. (Pl. II, fig. 21 et fig. 22). La structure des trois couches est la même pour les organes mâles et femelles, l'épithélium interne présente seul des différences fondamentales suivant le sexe. Nous étudierons successivement chacune des couches signalées précédemment, en décrivant les différentes particularités histologiques remarquables qu'elles présentent suivant les genres.

Chez l'*Holothuria tubulosa*, les cellules de la couche péritonéale appartiennent

ici encore aux deux types précédemment décrits. Les unes sont de simples cellules plates, les autres sont au contraire des cellules muqueuses ; c'est même à propos des organes dont l'étude fait l'objet de ce chapitre que nous avons pu faire les observations les plus complètes sur l'action de diverses matières colorantes, appliquées à l'étude des cellules muqueuses. Des éléments semblables existent en petit nombre parmi les cellules de la couche péritonéale des organes mâles et femelles de toutes les espèces du genre *Holothuria.*

Chez les *Cucumaria* et les *Phyllophorus*, la couche cellulaire péritonéale des tubes testiculaires présente un aspect absolument différent de celui qu'elle offre chez les Holothuries. La présence de ces cellules explique l'aspect bizarre que présentent les coupes de ces tubes chez les animaux dont nous venons de parler. Les cellules endothéliales ordinaires ont complètement disparu, elles ont été remplacées par des cellules muqueuses, et celles-ci présentent même des caractères sur lesquels nous croyons devoir nous arrêter un instant.

Chez les *Cucumaria tergestina*, ces cellules, au lieu d'être sphériques ou ovoïdes, sont en forme de massue, (Pl. II, fig. 24 et 25) ; elles sont entièrement remplies par des globules hyalins, présentant les caractères précédemment décrits. Bien qu'offrant un aspect et une forme absolument différente, il est facile de remarquer que les cellules muqueuses des tubes testiculaires des *Cucumaria* ne sont pas cependant d'une nature différente de celles des Holothuries. On trouve sur les tubes ovariens des *Cucumaria* des cellules appartenant à une forme encore différente. Elles diffèrent à la fois des cellules endothéliales ordinaires et des cellules muqueuses en massue des organes mâles de *Cucumaria.* Elles appartiennent à un type cellulaire voisin de celui des cellules cylindriques, elles sont seulement beaucoup plus minces et leur protoplasma possède quelques globules réfringents. Elles représentent sans doute une forme voisine de celle que nous venons de décrire à propos des organes mâles de la même espèce, les globules hyalins sont seulement moins nombreux et plus petits, et l'ensemble de la cellule est plus mince.

Le revêtement cellulaire péritonéal présente chez les *Phyllophorus urna* des caractères qui le rapprochent de celui des *Cucumaria.* Les contours des cellules sont plus difficiles à distinguer, elles sont moins longues ; les globules des cellules, au lieu d'être hyalins, sont bruns, et cette coloration est encore exagérée par l'action de l'acide osmique. Ces globules pigmentaires contribuent sans doute à donner aux tubes testiculaires des *Phyllophorus* la coloration brune qui les caractérise.

Immédiatement en dedans de la couche cellulaire péritonéale, on rencontre une couche de fibres musculaires circulaires excessivement fines, identiques à celles des vésicules de Poli (Pl. II, fig. 22). La couche conjonctive qui vient

ensuite est composée de faisceaux longitudinaux et présente un développement remarquable dans les tubes ovariens des *Cucumaria tergestina* parvenus à leur complet développement.

Les cellules de la couche épithéliale interne sont celles qui offrent le plus grand intérêt, puisqu'elles donnent naissance aux éléments de la reproduction, c'est-à-dire aux ovules et aux spermatozoïdes. Le développement des ovules ne présente aucun fait particulier méritant d'attirer l'attention. Sur les tubes ovariens étudiés en coupe transversale, on distingue des éléments de dimension variable. Les uns sont semblables à des cellules un peu plus grandes que les cellules épithéliales ordinaires, le noyau et le protoplasma qui les constituent sont finement granuleux. A côté de ces éléments, on en rencontre d'autres, qui font davantage saillie à l'intérieur du tube ovarien, et qui présentent déjà les caractères des ovules. On aperçoit enfin de véritables ovules complètement développés avec leur vésicule germinative et leur tache de Wagner. Ces ovules sont beaucoup plus volumineux chez les *Cucumaria* que chez les Holothuries; ils sont entourés d'une membrane hyaline et fixés aux parois des tubes ovariens par un mince pédicule. On rencontre ainsi tous les intermédiaires entre la simple cellule épithéliale et l'ovule complètement développé.

Les cellules épithéliales des tubes testiculaires, étant les éléments essentiels de la formation des spermatozoïdes, l'étude de ces deux éléments se confond nécessairement.

La spermatogénèse des Vertébrés et même celle de la plupart des Invertébrés a donné lieu à d'importants travaux. Les Échinodermes cependant paraissent avoir été négligés par la plupart des anatomistes qui se sont occupés de l'étude des éléments figurés du sperme. L'étude de la question qui nous occupe, présente de grandes difficultés, les Ophiures et les Astéries semblent offrir des conditions bien plus favorables, nous pouvons même dire que les observations que l'on pourra faire sur ces animaux offriront, pour la question qui nous occupe, plus de facilité dans l'exécution, et de certitude dans les résultats. Nous reconnaissons volontiers que nos recherches sur la spermatogénèse des Holothuries sont incomplètes, nous croyons cependant ne pas devoir passer sous silence les faits que nous avons observés.

Nous avons mis en usage pour observer les tubes testiculaires, les solutions d'acide osmique à un pour cent. Le sperme lui-même a été étudié vivant, ou bien après l'action de l'acide osmique en vapeur. Sur les coupes des tubes testiculaires de l'*Holothuria tubulosa*, les cellules épithéliales qui tapissent la face interne de ces canaux se présentent comme des éléments serrés les uns contre les autres disposés en plusieurs couches; munis d'un gros noyau et fortement colorés par les réactifs; le volume de ces cellules diminue à mesure que l'on considère des

éléments situés davantage à la surface de la couche épithéliale. En même temps, apparaissent sur ces éléments des filaments de plus en plus longs, à mesure que le volume des cellules diminue. (Pl. II, fig. 22.) Il semble donc que les spermatozoïdes prennent naissance directement aux dépens des cellules des parois des tubes testiculaires. Ces cellules représenteraient tout autant de spermatoblastes groupés en polyblastes irréguliers chez les Holothuries, mais parfaitement distincts chez les Astéries. La queue du spermatozoïde apparaîtrait très vite et s'allongerait en même temps que le noyau du spermatoblaste diminuerait de volume. Je dois dire qu'on ne distingue rien sur les spermatoblastes étudiés sur les coupes qui laisse supposer l'existence d'un corpuscule céphalique. Il paraîtrait même que la tête du spermatozoïde se forme directement aux dépens d'un noyau, mais les faibles dimensions de ces éléments ne nous permettent pas d'être affirmatif. Si, au lieu de se borner à l'étude des coupes, on étudie, au contraire, le sperme lui-même, on distingue des éléments différents de ceux que nous venons de décrire. Ceux qui attirent d'abord l'attention par leur nombre sont des spermatozoïdes pourvus d'une tête sphérique et d'une queue très longue ; mais on trouve encore dans le sperme, étudié au printemps, les éléments suivants que nous décrivons dans l'ordre probable de leur génèse. Nous remarquons d'abord un grand nombre de grosses cellules, tantôt isolées, tantôt groupées en corps morulaires irréguliers (Pl. II, fig. 23, *a* et *a'*). Ces cellules sont identiques à celles qui tapissent les parois des tubes, il faut donc les considérer comme tout autant de spermatoblastes. On rencontre encore un grand nombre de cellules également sphériques et dont le protoplasma offre des caractères absolument différents. Au lieu d'être finement granuleux, le contenu de ces cellules est formé par des corpuscules réfringents. Parmi ces derniers éléments, on doit distinguer deux types qui représentent des cellules de nature différente. Les unes possèdent des corps réfringents très volumineux, la cellule elle-même est ovoïde. Il est bien évident que ces éléments sont de simples cellules muqueuses provenant du revêtement péritonéal .et qui ne jouent aucun rôle dans la formation des spermatozoïdes, les autres cellules possèdent également des corpuscules réfringents, mais ils sont beaucoup plus petits et ces cellules diffèrent des précédentes par plusieurs caractères. (Pl. II, fig. 23, *b*.) Enfin, outre les cellules à protoplasma réfringents et celles à protoplasma granuleux, on trouve encore des éléments qui semblent intermédiaires entre les deux. Ils possèdent un noyau très volumineux, et entre ce noyau et l'enveloppe de la cellule, existe un seul ou plusieurs corpuscules réfringents tantôt très petits, tantôt plus volumineux. (Pl. II, fig. 23, *e*.) On doit même distinguer parmi les spermatozoïdes, les véritables corps reproducteurs d'autres éléments munis comme eux d'une longue queue, mais plus volumineux et immobiles. Nous devons considérer ces derniers comme des spermatozoïdes incomplètement développés. Si l'on examine des individus

dont les tubes testiculaires sont peu développés et par conséquent à l'état de repos sexuel; on trouve un grand nombre de cellules sphériques à corpuscules réfringents et très peu de spermatozoïdes. On pourrait considérer les premiers de ces éléments comme pouvant donner naissance aux seconds. Malheureusement la ressemblance que ces éléments présentent avec ceux qui existent parmi les cellules de la couche péritonéale, rend fort problématique l'opinion qu'on pourrait émettre sur leur rôle dans la formation des spermatozoïdes. Nous nous proposons de reprendre cette question, et en l'étendant à tous les Echinodermes, nous pourrons donner des conclusions qu'il nous est impossible de poser actuellement.

Les spermatozoïdes eux-mêmes ont une tête sphérique et une queue très longue; immédiatement après la mort, cette tête qui était parfaitement hyaline devient finement granuleuse et une sorte de cupule hyaline apparaît à l'origine de la queue; il semble que cette dernière partie du corpuscule reproducteur s'évase pour recevoir la tête. Si l'on examine le sperme, après l'action successive des vapeurs d'acide osmique, du picro-carmin et de la glycérine, les spermatozoïdes se présentent sous une forme légèrement différente. La tête est un peu déformée, elle a pris des contours qui se rapprochent de ceux des cœurs de carte à jouer, le protoplasma, au lieu d'être granuleux, est devenu parfaitement hyalin et se colore en rose. Au centre de cette tête, on distingue enfin un corpuscule réfringent.

## CONCLUSIONS.

Nous terminerons ce travail en résumant en quelques mots les résultats principaux de nos recherches. Cette courte analyse nous semble utile pour montrer les points qui nous paraissent offrir quelque intérêt.

Les téguments sont constitués par une couche cellulaire externe, une couche conjonctive, une assise de fibres musculaires circulaires, et un revêtement cellulaire péritonéal. Des téguments dépendent le système des faisceaux de fibres musculaires longitudinales et les appendices désignés sous le nom de tentacules et ambulacres.

La couche épithéliale est remarquable par l'irrégularité des cellules qui la constituent, c'est pourquoi il est difficile de donner de ces éléments une description pouvant se rapporter à tous les cas. Ces cellules possèdent un noyau volumineux qui révèle seul leur existence; leur protoplasma est, en effet, très réduit et souvent il semble même manquer. La forme de ces éléments varie dans d'étroites limites suivant les espèces, leurs caractères fondamentaux restant toujours les mêmes. Toutes les cellules épithéliales des téguments sont de même nature. Parmi elles, on distingue néanmoins quelques rares cellules à mucus.

Le tissu conjonctif est l'élément fondamental et essentiel des téguments chez tous les représentants de la classe des Holothuries. Il se présente cependant dans les genres *Holothuria* et *Stichopus* avec des caractères si particuliers qu'ils pourraient être pris, à un examen rapide, pour du tissu musculaire.

Ce tissu conjonctif, qui correspond évidemment à un derme, offre des particularités histochimiques propres au groupe tout entier, permettant de le considérer comme sensiblement différent du tissu conjonctif des animaux supérieurs. Quelques-unes de ses propriétés physiques, telle que sa résistance à certains réactifs histologiques, le rapprochent du tissu élastique, tandis qu'il s'en éloigne complètement par son aspect et tous ses caractères anatomiques. Il est, suivant les régions, tantôt disposé en un réseau très lâche ; d'autres fois, au contraire, en faisceaux épais et volumineux comparables à tout autant de petits tendons (*Holothuria tubulosa*). Quelquefois même les fibrilles élémentaires peuvent être si intimement soudées entre elles, les faisceaux qu'elles constituent sont tellement denses et homogènes qu'ils prennent l'aspect d'un réseau de fibres musculaires lisses excessivement serrées.

Si l'on considérait comme musculaires, les faisceaux du derme que je décris comme fibreux, on devrait alors regarder l'appareil musculaire du tégument des Holothuries comme appartenant à deux systèmes distincts par leurs caractères histologiques et, sans doute, aussi par leur origine embryogénique. Le premier formant les cinq muscles longitudinaux et la couche musculaire circulaire serait constitué par des fibres-cellules très-longues et aurait une origine épithéliale ; le second comprenant presque toute l'épaisseur du derme, rappelant par ses caractères les fibres musculaires des Mollusques, établirait une sorte de transition entre le tissu musculaire proprement dit et le tissu conjonctif, il appartiendrait au premier de ces tissus par ses propriétés physiologiques, au second par ses caractères anatomiques ; il serait d'origine mésenchymateuse.

Le derme renferme des éléments variés qui sont des corpuscules calcaires, des corps pigmentaires, des fibres nerveuses disposées en plexus et enfin des éléments cellulaires libres, tels que des corpuscules jaunes identiques à ceux de l'appareil aquifére et du liquide de la cavité générale.

Les corps pigmentaires sont situés au-dessous de l'épiderme dans la couche de tissu conjonctif lâche. Ils sont, le plus souvent, groupés en chapelet tantôt indépendants, tantôt disposés sur les dernières ramifications des plexus nerveux cutanés.

Les fibres des muscles longitudinaux sont excessivement longues, à noyau externe, leur protoplasma est homogène, coloré en rouge orange par le picrocarmin ; il présente partout une égale réfringence. Ces fibres étudiées à l'état d'extension sont dépourvues de stries ; lorsqu'elles sont rétractées, on distingue

dans une même fibre des portions plus claires et d'autres plus obscures, ces dernières correspondent sans doute à des ondes de contraction.

La structure de la tige des tentacules et ambulacres n'offre pas un grand intérêt. L'épithélium de l'extrémité de ces appendices mérite seul d'attirer l'attention.

L'extrémité des tentacules des espèces du genre *Holothuria* se partage en certain nombre de lobes, tandis qu'il se divise chez les *Cucumaria* en un grand nombre d'extrémités effilées.

Les éléments épithéliaux des lobes tentaculaires sont fusiformes, munis d'un plateau et intimement en rapport par leurs extrémités basilaires avec de grosses cellules qui offrent tous les caractères des éléments nerveux. On peut donc admettre qu'il existe à la base de l'épithélium un plexus nerveux très riche en éléments cellulaires. On comprend ainsi le rôle important que les tentacules remplissent comme organes des sens.

La structure du disque terminal des ambulacres offre encore un intérêt plus grand. On peut le considérer comme étant essentiellement formé par des cellules épithéliales fibrillaires. Quelques-unes, celles qui forment la couche superficielle, ont conservé leurs caractères normaux; les autres, au contraire, possèdent un protoplasma granuleux et sont situés au fond de véritables culs-de-sac. Parmi ces éléments épithéliaux, on distingue des faisceaux de fibrilles très fines, colorées en gris, constituant au milieu des cellules épithéliales un véritable réseau qui apparaît sur les coupes comme une zone moyenne grise. Les caractères histologiques de ce plexus permettent de le considérer comme un réseau nerveux. Il ne nous a pas été possible de suivre plus loin ses dernières ramifications et de saisir les rapports des cellules épithéliales avec les extrémités des fibres nerveuses.

Nos recherches confirment l'existence d'un système nerveux central, représenté par un anneau nerveux périœsophagien et par cinq troncs nerveux. Le système nerveux périphérique est constitué par des plexus situés dans l'épaisseur des téguments.

Les cellules nerveuses se rencontrent sur toute la longueur des troncs nerveux et accompagnent même les dernières ramifications des plexus cutanés. Ces éléments sont dans la plupart des cas munis d'un seul prolongement; beaucoup paraissent même en être complètement dépourvues, et ressemblent alors aux cellules nerveuses décrites par Hœckel chez les Astéries; leur protoplasma est très réduit; elles rappellent les cellules des centres nerveux des Insectes et les cellules embryonnaires des Vertébrés. On rencontre néanmoins dans l'épaisseur des troncs nerveux ambulacraires des cellules nerveuses multipolaires.

Les fibres nerveuses ne présentent aucune particularité remarquable. La plupart sont excessivement fines, les autres légèrement variqueuses et accompa-

gnées de granulations graisseuses ou pigmentaires sont semblables aux éléments de même nature décrits par Flemming et Schulze chez les Mollusques.

Le tube digestif offre les couches fondamentales classiques, c'est-à-dire un revêtement cellulaire péritonéal, une couche musculaire, une tunique conjonctive et enfin un revêtement de cellules épithéliales et glandulaires formant une assise cellulaire interne.

Les cellules de la couche épithéliale interne appartiennent à deux types bien distincts, les unes sont de simples cellules de protection, les autres sont des éléments glandulaires. La nature, la forme de ces deux sortes de cellules varient suivant les régions.

Les cellules épithéliales du pharynx sont très longues, fibrillaires et pourvues d'un plateau. Elles deviennent, au niveau de l'œsophage, beaucoup plus courtes et se rapprochent alors sensiblement du type des cellules cylindriques. Toutes sont munies d'un plateau épais. Dans l'intestin moyen, on voit apparaître des cellules glandulaires en si grand nombre que les éléments épithéliaux semblent avoir complètement disparu. On les aperçoit cependant sous la forme de cellules fibrillaires excessivement fines munies d'un plateau épais. Enfin, à la limite de l'intestin moyen et de l'intestin terminal, les cellules épithéliales changent brusquement de caractère; elles deviennent alors cylindriques et paraissent absolument identiques à des cellules caliciformes. Aussi, malgré la netteté de leur contour nous est-il impossible d'émettre une opinion certaine sur leur véritable nature. L'examen des cellules intestinales de l'intestin moyen interdit toute espèce de doute si on ne les compare pas à celles des autres régions du tube digestif, et il serait alors impossible de les considérer autrement que comme des cellules caliciformes; mais l'examen des éléments épithéliaux des autres parties du tube intestinal ne nous permet pas d'être absolument affirmatif dans cette interprétation. Les parties hyalines de ces cellules pourraient bien correspondre en effet à des plateaux, et ces éléments seraient alors de simples cellules cylindriques à plateau épais, hyalin et sans doute gonflé par les réactifs. Nous devons même dire que les dissociations après l'action de l'acide osmique nous engagent à admettre de préférence cette dernière opinion.

Les cellules glandulaires sont de trois espèces différentes, nous ne reviendrons pas sur leur description.

L'histologie de l'appareil circulatoire n'a pas arrêté longtemps notre attention. Nous avons fait cependant une étude attentive des vésicules de Poli. L'évolution des cellules de l'épithélium interne nous semble surtout mériter l'attention.

Les organes arborescents ont une structure très simple. Chaque vésicule est constituée par une membrane fibro-musculaire très fine ne renfermant pas de cellules

glandulaires. Nos observations histologiques confirment l'opinion qui tend à les considérer comme des organes de respiration.

Les éléments histologiques constituant les tubes de l'organe de Cuvier présentent des particularités remarquables ; l'épithélium interne offre une forme spéciale qu'il nous est impossible de comparer à aucun autre type de cellules épithéliales; nous les avons désignés sous le nom de cellules en gouttière. Les modifications que ces éléments présentent lorsqu'on les examine successivement sur les tubes renfermés dans le corps de l'animal et sur ceux qui ont été expulsés à l'extérieur permettent de comprendre le rôle de ces cellules et expliquent les propriétés des tubes qu'elles recouvrent.

La masse fibreuse centrale est également curieuse, par l'état particulier dans lequel se trouvent les faisceaux conjonctifs repliés sur eux-mêmes dans un état de tension qui les rend mécaniquement comparables à un ressort à boudin tendu, et aussi par les caractères histologiques des fibrilles élémentaires. Celles-ci, en effet, offrent bien tous les caractères de la substance conjonctive ; seulement les fibrilles, au lieu d'être parfaitement cylindriques, sont légèrement aplaties et se présentent comme un ruban légèrement contourné en spirale.

L'histogénèse des éléments constitutifs des tubes de l'organe de Cuvier offrirait un grand intérêt. Malheureusement il est impossible de faire vivre les Holothuries dans des aquariums d'une faible capacité. Nous nous proposons de reprendre quelques points de l'étude anatomique de ces êtres et de compléter nos recherches au point de vue du développement des différents tissus, dès que l'installation du laboratoire du bord de la mer nous le permettra.

# EXPLICATION DES PLANCHES.

## PLANCHE I.

### TÉGUMENTS, SYSTÈME NERVEUX.

FIG. 1. Coupe transversale à travers les parois du corps du *Cucumaria Marioni*.

*A*, ambulacre.

*E*, épithélium.

*F*, tissu conjonctif des parois du corps ou derme. On y distingue une zone externe de tissu conjonctif lâche renfermant les corpuscules calcaires et une zone interne où les fibres conjonctives sont disposées en lames serrées.

*m c*, fibres musculaires circulaires des parois du corps.

*N*, nerf ambulacraire.

*M*, muscle ambulacraire.

*V*, vaisseau ambulacraire.

*l*, espace lacunaire renfermant de nombreux corpuscules de la cavité générale. Grossissement 100 d.

FIG. 2. Epiderme des parois du corps de l'*Holothuria Poli* vu en coupe transversale.

*e*, cellules épithéliales.

*c c*, espaces occupés par les corpuscules calcaires.

*n r*, réseau nerveux sous-épithélial accompagné de granulations pigmentaires.

*s c*, cellule à globules muqueux de la cavité générale. Gross. 510 d.

FIG. 3. Coupe transversale à travers la zone ambulacraire du *Molpadia musculus*.

*N*, nerf ambulacraire.

*M*, muscle ambulacraire.

*e n*, cellules de la couche péritonéale.

*m c*, fibres musculaires circulaires des parois du corps.

*V*, vaisseau ambulacraire.

*V'*, espace simulant un vaisseau ambulacraire externe.

*l*, lacune renfermant des cellules granuleuses de la cavité générale.

*f c*, tissu conjonctif des parois du corps. Gross. 310 d.

FIG. 4. Coupe transversale à travers les téguments de l'*Holothuria tubulosa*.

*e*, épiderme.

*fc*, faisceaux conjonctifs du derme.

*N*, rameaux nerveux émanant d'un nerf ambulacraire et venant s'épanouir au-dessous de la couche des cellules épithéliales.

*n*, fibres nerveuses et traînées de granulations pigmentaires ou graisseuses fortement colorées en noir par l'acide osmique. Gross. 170 d.

FIG. 5. Épiderme et derme des parois du corps de la face ventrale du *Stichopus regalis* vus en coupe transversale.

*e*, épiderme.

*c c*, empreintes laissées par les corpuscules calcaires.

*n*, plexus nerveux sous épithélial et cellules du tissu conjonctif muqueux renfermant des corpuscules pigmentaires. Gross. 260 d.

Fig. 6. Éléments nerveux et conjonctifs des parois du corps du *Stichopus regalis.*

*nf*, faisceau de fibres nerveuses accompagné de cellules et duquel se détachent des fibrilles de même nature accompagnées de granulations graisseuses.

*fc*, faisceaux de tissu conjonctif. Gross. 510 d.

Fig. 7 et 8. Éléments nerveux des parois du corps du *Stichopus regalis.*

*o*, noyaux.

*v*, vacuoles. Grossissement 510 d.

Fig. 9. Cellules nerveuses d'un nerf ambulacraire de l'*Holothuria tubulosa*. Ces éléments ont été obtenus par dissociation après un séjour prolongé dans la liqueur de Muller.

*a*, cellule nerveuse unipolaire.

*a'*, cellule nerveuse bipolaire.

*a''*, groupe de cellules nerveuses multipolaires.

*b*, cellules nerveuses multipolaires.

Gr. Les éléments accompagnés de la lettre *a* sont représentés à un grossissement de 510 d. Ceux accompagnés de la lettre *b* sont grossis 750 fois.

## PLANCHE II.

### TENTACULES, AMBULACRES, ORGANES DE LA REPRODUCTION.

Fig. 10. Coupe transversale à travers la colonne d'un tentacule de l'*Holothuria tubulosa.*

*e*, épithélium.

*fc*, couche conjonctive.

*m l*, muscles longitudinaux.

*l*, lacunes.

*en*, endothélium. Gross. 260 d.

Fig. 11. Coupe transversale à travers un des lobes de l'extrémité des tentacules.

*cu*, cuticule.

*e*, cellules épithéliales.

*x*, cellules à protoplasma granuleux colorées en gris par l'acide osmique appartenant, sans doute, à un plexus nerveux sous-épithélial.

*fc*, couche conjonctive.

*m*, fibres musculaires.

*en*, endothélium. Gross. 450 d.

Fig. 12. Epithélium des lobes des tentacules obtenus par dissociation. Gross. 450 d.

Fig. 13. Cellules épithéliales des lobes de l'extrémité des tentacules. Gross. 450 d.

Fig. 14. Coupe perpendiculaire du disque terminal d'un ambulacre de l'*Holothuria impatiens.*

*cu*, cuticule.

*e*, noyaux des cellules épithéliales.

*k*, zone granuleuse grise constituée par un plexus de cellules et de fibres nerveuses.

*g*, cellules épithéliales à protoplasma granuleux colorées en jaune par le picro-carmin.

*m r*, fibres musculaires rayonnantes.

*fc*, couche conjonctive de laquelle émanent de nombreux prolongements qui servent de soutien aux cellules épithéliales. Gross. 510 d.

Fig. 15. Extrémité des cellules épithéliales soudées entre elles par la cuticule. Gross. 750 d.

Fig. 16. *a*, *b*, *c*, cellules à protoplasma granuleux des culs-de-sac épithéliaux. Gross. 750 d.

Fig. 17. Cellule épithéliale. Gross. 750 d.

Fig. 18. Cellule épithéliale dont le prolongement basal est en relation avec une fibre hyaline recouverte de granulations graisseuses ou pigmentaires. Gross. 750 d.

Fig. 19. Granulations graisseuses ou pigmentaires en chapelet. Gross. 750 d.

Fig. 20. Cellules nerveuses du plexus terminal du disque ambulacraire. Gross. 750 d.

Fig. 21. Coupe transversale d'un tube testiculaire de l'*Holothuria tubulosa*, en mars.
*en*, cellules endothéliales.
*c m*, cellules muqueuses.
*sp*, spermatoblastes.
*fc*, tissu conjonctif. Gross. 310 d.

Fig. 22. Coupe longitudinale des parois d'un tube testiculaire de l'*Holothuria tubulosa*, en août.
*en*, endothélium.
*mc*, fibres musculaires circulaires.
*f c*, tissu conjonctif.
*sp*, spermatoblastes.
*s*, spermatozoïdes. Gross. 510 d.

Fig. 23. Élements du sperme de l'*Holothuria tubulosa*, en juin.
*a*, polyblaste formé par la réunion de plusieurs spermatoblastes.
*a'*, spermatoblaste isolé.
*c*, spermatoblaste dans lequel un et ensuite plusieurs corps réfringents, correspondant peut-être à tout autant de corpuscules céphaliques, commencent à se manifester.
*b*, les corpuscules céphaliques ont entièrement remplacé le protoplasma granuleux.
*d*, spermatozoïde vivant.
*d'*, spermatozoïde mort.
*d''*, spermatozoïde ayant subi l'action successive des vapeurs d'acide osmique, du picro-carmin, de la glycérine. Gross. 510 d.

Fig. 24. Coupe transversale à travers un tube testiculaire du *Cucumaria planci*
*c m*, cellules muqueuses de la couche péritonéale.
*f c*, tissu conjonctif.
*sp*, spermatoblastes.
*s*, spermatozoïdes. Gross. 170 d.

Fig. 25. Coupe transversale des parois d'un tube testiculaire de *Cucumaria planci*.
*sp*, spermatoblastes.
*f c*, tissu conjonctif.
*c m*, cellules muqueuses. Gross. 750 d.

## PLANCHE III.

### TUBE DIGESTIF.

Fig. 26. Éléments épithéliaux de la région buccale de l'œsophage.
*e*, cellules épithéliales.
*g*, cellules glandulaires à protoplasma finement granuleux. Gross. 510 d.

Fig. 27. Coupe transversale au niveau de l'origine de l'intestin moyen.
*e*, cellules épithéliales dont les prolongements basilaires se confondent avec la couche fibreuse *fc*.
*m l*, fibres musculaires longitudinales.
*m c*, fibres musculaires circulaires. Gross. 310 d.

Fig. 28 et 29. Coupes transversales du tube digestif au niveau du point où se fait la rupture habituelle de l'intestin chez les Holothuries.

*e*, cellules épithéliales.
*g*, cellules glandulaires.
*f c*, couche conjonctive.
*c d*, corps granuleux jaune.
*m c*, fibres musculaires circulaires.
*c m*, cellules muqueuses.
*en*, couche des cellules péritonéales renfermant quelques fibres musculaires longitudinales. Gross. 310 d.

Fig. 30. Epithélium de la région antérieure de l'intestin moyen vu en coupe transversale au niveau du tiers antérieur de l'intestin moyen.
*e*, cellules épithéliales munies d'un plateau volumineux.
*g*, cellules glandulaires contenant des globules hyalins.
*g'*, cellules glandulaires à protoplasma granuleux. Gross. 310 d.

Fig. 31. Coupe transversale du tube digestif au niveau de l'intestin moyen.
*c u*, cuticule formée par les plateaux soudés entre eux des cellules épithéliales.
*g*, cellules glandulaires.
*g''*, cellules glandulaires en massue caractéristique de l'intestin moyen.
*e*, prolongements basilaires des cellules épithéliales et glandulaires.
*f c*, couche conjonctive.
*v*, vaisseau.
*m c*, fibres musculaires circulaires.
*m l*, fibres musculaires longitudinales.
*en*, cellules endothéliales.
*c m*, cellules muqueuses. Gross. 310 d.

Fig. 32. Coupe transversale de la région terminale de l'intestin moyen.
*e*, épithélium.
*el*, membrane élastique.
*f c'*, tissu conjonctif lâche et lacunaire renfermant de gros corps jaune granuleux *c d*, identiques à ceux qui se trouvent dans le sang et dans le liquide de l'appareil aquifère.
*f c*, couche fibreuse dense.
*m c*, fibres musculaires circulaires.
*m l*, fibres musculaires longitudinales.
*en*, cellules endothéliales Gross. 310 d.

Fig. 33. Coupe transversale de l'intestin au niveau de la région moyenne de l'intestin terminal.
*e*, cellules épithéliales contenant quelques cellules glandulaires à mucus.
*f c*, couche conjonctive.
*m c*, fibres musculaires circulaires.
*m l*, fibres musculaires longitudinales.
*en*, cellules endothéliales.
*c m*, cellules muqueuses. Gross. 310 d.

Fig. 34. Cellules épithéliales de la région moyenne de l'intestin moyen. Gross. 510 d.

Fig. 35. Cellules épithéliales de la région moyenne de l'intestin moyen soudées entre elles par leurs plateaux. Gross. 510 d.

Fig. 36. Cellule glandulaire en massue et à globules réfringents de la région moyenne de l'intestin moyen. Gross. 510 d.

Fig. 37. Cellules glandulaires de l'intestin moyen. Les mêmes éléments existent d'ailleurs sur toute la longueur de l'intestin. Gross. 510 d.

Fig. 38. Cellules épithéliales, *a*, et cellules glandulaires, *b*, de la région terminale de l'intestin moyen. Gross. 510 d.

Fig. 39. Cellules épithéliales de l'intestin terminal. Gross. 510 d.

# PLANCHE IV.

## FIBRES MUSCULAIRES, VÉSICULES DE POLI, ORGANES ARBORESCENTS

Fig. 40. Fibres musculaires des faisceaux musculaires longitudinaux du *Cucumaria Planci.*
*o*, noyaux. Gross. 750 d.

Fig. 41. Parois d'une vésicule de Poli de l'*Holothuria tubulosa* vue par transparence, la face interne en haut.
*c d*, corps granuleux.
*e*, amas de cellules épithéliales précédant la formation des cellules granuleuses. Gross. 260 d.

Fig. 42. Endothélium d'une vésicule de Poli de l'*Holothuria tubulosa* vu après l'action du nitrate d'argent. Gross. 260 d.

Fig. 43. Coupe longitudinale des parois d'une vésicule de Poli de l'*Holothuria tubulosa.*
*e*, épithélium interne.
*c d*, cellule granuleuse jaune recouverte par les cellules épithéliales.
*m c*, couche des fibres musculaires circulaires.
*f c*, couche conjonctive.
*en*, cellules endothéliales.
*c d*, cellule granuleuse. Gross. 450 d.

Fig. 44. Éléments cellulaires de la face interne d'une vésicule de Poli de l'*Holothuria tubulosa* montrant le processus de formation d'un corps granuleux jaune.
*a*, cellules épithéliales normales.
*b* et *c*, Cellules épithéliales en dégénérescence granuleuse, possédant encore leurs noyaux.
*d*, cellule complètement dégénérée et transformée en corps granuleux. Gross. 450 d.

Fig. 45. Fibres musculaires d'une vésicule de Poli de l'*Holothuria tubulosa.*
*o*, noyaux.
*p*, amas protoplasmatiques. Gross. 450 d.

Fig. 46. Parois d'une vésicule de Poli de *Cucumaria Planci* traité au pinceau, la face interne vue en haut. L'épithélium interne manque.
*m c*, fibres musculaires circulaires dissociées par le pinceau.
*c m*, cellules muqueuses du revêtement péritonéal.
*f c*, couche conjonctive.
*t*, cellules du tissu conjonctif muqueux. Gross. 310 d.

Fig. 47. Fibres musculaires de la vésicule de Poli de *Cucumaria Planci* fixées en extension par l'acide osmique.
*o*, noyaux. Gross. 550 d.

Fig. 48. Fibres musculaires des vésicules de Poli de *Cucumaria Planci* en contraction après macération dans la liqueur de Muller.
*o*, noyaux. Gross. 550 d.

Fig. 49. Parois d'une vésicule de l'organe arborescent vues par transparence après l'action de l'acide osmique.
*en*, noyaux des cellules endothéliales.
*e*, cellules de l'épithélium interne.
*m*, fibres musculaires.
*c m*, cellules muqueuses. Gross. 310 d.

Fig. 50. Endothélium de la face externe d'une vésicule de l'organe arborescent après l'action du nitrate d'argent. Gross. 260 d.

## PLANCHE V.

### ORGANE DE CUVIER.

Fig. 51. Coupe transversale à travers un des tubes de l'organe de Cuvier.
*e*, couches épithéliales.
*ml*, faisceau des fibres musculaires longitudinales.
*mc*, fibres musculaires circulaires.
*fc*, amas de fibres conjonctives.
*ca*, canal axial. Gross. 60 d.

Fig. 52. Partie de la coupe représentée figure 51 vue à un plus fort grossissement.
*ei*, cellules de la couche épithéliale interne.
*ml*, fibres musculaires longitudinales.
*mc*, fibres musculaires circulaires.
*fl*, fibres conjonctives disposées régulièrement autour d'un amas central de tissu conjonctif.
*fc*, dont les fibres sont irrégulièrement dirigées dans toutes les directions. Gross. 310 d.

Fig. 53. Bord externe d'une coupe longitudinale d'un tube de l'organe de Cuvier.
*ee*, épithélium externe.
*ei*, cellules de l'épithélium interne vues en coupe.
*fc*, couche conjonctive externe en relation avec la masse conjonctive centrale.
*ml*, fibres musculaires circulaires.
*fc*, tissu conjonctif. Gross. 310 d.

Fig. 54. Canal axial d'un tube de Cuvier en coupe longitudinale.
*fc*, tissu conjonctif.
*cm*, cellules muqueuses.
*h*, cellules du canal axial à protoplasma absolument homogène. Gross. 450 d.

Fig. 55. Cellules épithéliales des tubes de Cuvier formant le revêtement péritonéal de ces organes.
*ee*, cellules de l'épithélium externe.
*ei*, cellules en gouttière de l'épithélium interne. Gross. 510 d.

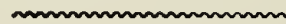
Fig. 56. Cellules en gouttière de l'épithélium interne vues par leurs faces latérales. Gross. 510 d.

Fig. 57. Une cellule en gouttière de l'épithélium interne vue entr'ouverte par son bord supérieur. Gross. 510 d.

Fig. 58. Cellules muqueuses du canal axial des tubes de Cuvier.
*a*, cellules jeunes.
*b*, cellules complètement développées.
*o*, noyaux. Gross. 510 d.

Fig. 59. Fibre musculaire d'un tube de l'organe de Cuvier. Gross. 310 d.

Fig. 60. Cellules ramifiées du tissu conjonctif des tubes de l'organe de Cuvier. Gross 510 d.



# ÉTUDE

SUR

# L'EMBRYOGÉNIE DU DENTALE

ANNALES
DU MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE DE MARSEILLE. — ZOOLOGIE
Tome I[er]

MÉMOIRE N° 7

# ÉTUDE

SUR

# L'EMBRYOGÉNIE DU DENTALE

PAR

M. A. KOWALEVSKY

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ D'ODESSA.



MARSEILLE
TYPOGRAPHIE ET LITHOGRAPHIE CAYER ET C[ie]
Rue Saint-Ferréol, 57.

1883

*A*

# M. le Prof^r H. De LACAZE-DUTHIERS

MEMBRE DE L'INSTITUT

*Directeur des stations zoologiques de Roscoff et de Banyuls.*

Je dédie cette étude comme un juste hommage à l'auteur des beaux mémoires dont la lecture m'a été si agréable et si utile.

A. KOWALEVSKY.

*Odessa, février* 1883.

# ÉTUDE

SUR

# L'EMBRYOGÉNIE DU DENTALE

La science possède, sur l'embryogénie du Dentale, l'important travail de M. le professeur H. de Lacaze-Duthiers (1), qui jusqu'ici a été le seul à étudier ce curieux Mollusque. Les recherches du savant zoologiste de la Sorbonne sont si complètes qu'il ne reste que bien peu à leur ajouter au point de vue de l'embryogénie morphologique. C'est bien aussi ce qui explique comment, durant ces vingt-cinq dernières années, alors que la science du développement des êtres faisait de si rapides progrès et que les investigations se multipliaient dans toutes les directions, aucune observation nouvelle n'a été publiée sur le Dentale.

J'eus, en 1870, l'occasion de suivre le développement de cet animal. Mes résultats concordaient si complètement avec les faits mentionnés par le naturaliste français, que je ne voyais rien à corriger ou à adjoindre à ses classiques études. Aujourd'hui seulement, grâce aux perfectionnements considérables apportés aux procédés techniques, j'ai pu pénétrer plus intimement les processus évolutifs de la larve, et ce sont les remarques faites sur ce sujet important, quoique restreint, que je veux exposer ici.

---

(1) Dr H. Lacaze-Duthiers : *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale.* Ann. Sc. nat., IVe Série, T. VII., 1857.

Je ne sais pas bien à quoi attribuer mes déboires dans l'élevage des jeunes Dentales. Tandis que M. de Lacaze-Duthiers conservait ses larves jusqu'à l'âge de trente-cinq jours, ce n'est qu'avec beaucoup de peine que j'ai pu conduire les miennes jusqu'au sixième ou au septième jour.

Je m'explique cependant cet insuccès par les conditions de mon installation à Marseille, durant les mois de mai et de juin 1882. J'habitais la station balnéaire du Roucas-Blanc, à la plage du Prado, dans une partie du golfe où l'eau n'est pas complètement pure, par suite du voisinage de l'embouchure d'une petite rivière, l'Huveaune. C'est peut-être à l'état un peu saumâtre de l'eau de la mer, dans cette portion du littoral, qu'il faut attribuer l'insuccès que j'ai rencontré dans l'élevage prolongé de mes larves.

D'un autre côté, ce n'est qu'avec d'assez grandes difficultés qu'on pouvait se procurer au Roucas-Blanc des quantités un peu considérables de Dentales. Il était nécessaire de prendre la mer avec le bateau de la Faculté et d'aller draguer en divers points du golfe. C'est grâce à l'aide de mon ami, le professeur A.-F. Marion, qu'il fut possible de recueillir les animaux que je souhaitais. J'ai grand plaisir à le remercier ici, ainsi que son élève, M. Roule, qui m'a secondé souvent dans l'élevage des larves, ainsi que dans le choix des Dentales vivants, au milieu des masses de coquilles habitées par les Siponcles du genre Phascolion.

# PREMIÈRE PARTIE

Je commencerai mon mémoire par l'étude du fractionnement que M. de Lacaze-Duthiers n'a peut-être pas assez complètement décrit au gré des observateurs actuels. En effet, cet auteur expose dans la page 210 de son mémoire que « l'œuf ne se fractionne pas en deux parties égales; il y en a une qui est beaucoup plus grande et qui, le plus souvent, se subdivise en trois, la seconde restant tout-à-fait étrangère à cette multiplication. De là une certaine irrégularité qui persiste pendant la formation des sphères secondaires. » Un seul point de ce passage est exact, celui qui a trait à l'inégalité des deux premières sphères de segmentation, et encore, la différence qui existe entre elles n'est pas aussi grande que dans la figure qui en a été donnée par M. de Lacaze-Duthiers (pl. VI, fig. 5); la dissemblance des deux premières sphères est assez minime, et même, j'ai vu quelquefois ces deux sphères parfaitement égales. Les figures 1 et 2 de mon mémoire représentent la division de l'œuf fécondé en deux masses qui, dans un cas, sont égales, et dans l'autre, légèrement dissemblables par leur grosseur : ce dernier cas est la règle, tandis que le premier est tout-à-fait exceptionnel, peut-être même anormal. Les stades suivants du fractionnement ne me semblent pas avoir été observés d'une manière tout-à-fait exacte par l'éminent auteur de la monographie du Dentale; il avance que la grosse sphère *a* se divise directement en trois masses (fig. 6 de son mémoire), et il arrive ainsi à un stade (fig. 7 id.) tout-à-fait exact quant au nombre des sphères, mais non quant à son procédé de formation. Pour moi, j'ai vu l'œuf, ainsi que je l'ai déjà décrit plus haut, se diviser en deux sphères inégales, l'une légèrement plus petite et l'autre plus grande, puis celle-ci se diviser de nouveau en deux autres sphères inégales, de manière à produire un stade avec trois balles de segmentation (fig. 3). Pour mettre plus de clarté dans cette description, je désignerai les sphères par une lettre, la plus grande par la lettre *a*, la plus petite par la lettre *b*; la sphère *a* (fig. 3) se divise donc en deux autres sphères inégales, l'une plus petite *a'*, l'autre plus grande *a*, reste de la sphère

qui s'est segmentée. C'est alors seulement que la balle *b* se divise en deux autres *b* et *b'* (fig. 4). Les quatre segments de l'œuf sont ainsi formés, mais d'une manière différente de celle admise par M. de Lacaze-Duthiers; ils ne sont pas égaux entre eux; le segment *a*, plus grand que les autres, est d'une couleur plus sombre que celle des segments plus petits *a'*, *b*, *b'*.

Le stade suivant (fig. 5) est caractérisé par l'apparition d'une nouvelle cellule *a''* que je regarde comme produite par la cellule *a'*; elles sont tellement serrées l'une contre l'autre, si étroitement unies, que l'on peut à peine reconnaître la division qui vient de s'effectuer. Au stade représenté par la figure 6, l'œuf est formé par la réunion de six petites sphères et de la grande *a*; je ne puis pas dire de quelle manière ont apparu les deux cellules supplémentaires, mais ce stade est bien constant.

Plus tard (fig. 7), une huitième cellule, qui paraît provenir de la sphère *a*, prend naissance, mais je n'ai pu observer directement son mode d'apparition; ce stade de huit cellules est aussi très constant, et il m'a été donné souvent de le reconnaître, soit sur des œufs frais, soit sur des œufs conservés et colorés. En tournant l'œuf dans diverses directions, on arrive à l'orienter de manière que les sept petites cellules sont visibles (fig. 7'); trois d'entre elles placées au sommet, surmontent la rangée des quatre autres. C'est à ce stade qu'apparaît, avec une grande netteté de contours, la cavité de segmentation *cs*. Je ne suis pas arrivé à reconnaître le nombre exact des cellules qui composent l'œuf au stade suivant (fig. 8); j'ai d'abord pensé qu'il y en avait seulement douze, mais je ne puis assurer qu'il n'y en ait pas davantage, quatorze ou seize peut-être; dans tous les cas, les petites cellules sont plus nombreuses que dans le stade précédent de la figure 7, et la cellule *a*, toujours unique, conserve sa grande taille. Ce n'est qu'après, dans les stades suivants (fig. 9 et 10), que cette cellule *a* se divise en deux segments égaux, tandis que le nombre des petites cellules est à peu de chose près toujours le même.

Dans la figure 9, les deux grandes cellules *a* et α sont surmontées directement vers le milieu de l'œuf, par quatre cellules *ff* qui portent elles mêmes une cellule médiane terminale *g*; de chaque côté de cet ensemble sont placées deux autres cellules *ee*. En examinant le même œuf de profil (fig. 10), on ne voit plus dans le bas qu'une seule sphère seulement, deux cellules médianes qui correspondent à *ee* de la figure 9, deux cellules *ff* latérales, et enfin deux cellules *gg* terminales dont l'une est la cellule *g* de la figure précédente. Je compte en tout, dans ce stade, deux grandes sphères, *a* et α, et quatorze petites cellules. Les figures 11 et 12 montrent le stade suivant de la segmentation, stade à vingt-deux cellules; l'œuf représenté par la figure 11 est placé dans la même position que celui de la figure 9, et on peut bien se rendre compte du nombre plus considérable des sphères

constitutives. En orientant l'œuf de telle sorte que l'on n'aperçoive que la seule cellule *a* (fig. 12), on voit trois cellules au centre, une en haut et deux de chaque côté ; en examinant l'œuf par en haut (fig. 12'), on y distingue quatre cellules centrales et deux de chaque côté. Telle est la structure du stade à vingt-deux cellules.

Ensuite, sans que le nombre des petites cellules subisse des variations bien profondes, les deux grandes sphères se divisent chacune en deux, et il vient ainsi un stade caractérisé par la présence de quatre grosses cellules basilaires et un grand nombre de cellules plus petites. La figure 13 montre la structure de ce stade quand on regarde l'œuf de face, la figure 14 quand on regarde de profil l'œuf muni de trois cellules basilaires; enfin, quand on examine l'œuf par en bas, on reconnaît les quatre grandes sphères *a*, $\alpha$, $\alpha'$, $\alpha''$, et quatre des petites cellules qui surmontent immédiatement les grandes sphères. Ce stade est le dernier de ceux sur lesquels j'ai pu suivre la disposition des cellules depuis leur apparition première, et compter leur nombre ; leurs relations, dans les stades suivants, deviennent très confuses, et les coupes seules indiquent que la différence entre les grosses et les petites cellules se conserve encore.

Le mode de segmentation de l'œuf du Dentale tel que je viens de le décrire est très répandu chez les Mollusques, et même il est typique chez les Lamellibranches; la plupart des auteurs qui ont dernièrement traité cette question, ont décrit la segmentation et l'évolution des œufs d'une manière très semblable à celle que j'ai observée chez le Dentale. M. le docteur B. Hatscheck (1), dans son étude sur le développement du *Teredo*, décrit la segmentation de l'œuf comme procédant d'abord par la division en deux segments, dont l'un est beaucoup plus grand que l'autre ; puis le petit segment se divise en deux et ce n'est qu'ensuite que le grand se segmente à son tour en deux parties : ainsi est constitué le stade à quatre segments. Ce stade est tout-à-fait semblable à celui correspondant du Dentale, avec cette différence cependant que, chez ce dernier, la grosse cellule *a* se divise avant la petite *b*, tandis que c'est le contraire chez le *Teredo*. Je n'ai pas observé chez le Dentale le stade suivant, à cinq cellules, du *Teredo*, et je crois que ce stade provient de la division du segment *a'* en deux parties *a'* et *a''*, mais j'ai reconnu le stade à sept cellules. M. le docteur Carl Rabl (2) a également donné une description détaillée de la segmentation de l'œuf chez un autre Lamellibranche, l'*Unio pictorum ;* les premiers processus y sont tout-à-fait identiques à ceux que j'ai reconnus chez les Dentales jusqu'au stade à quatre

(1) B. Hatscheck. — *Ueber Entwicklung. von Teredo.* Arb. aus dem Zool. Inst. d. Un. Wien und d. Zool. St. in Triest, vol. III, 1881, d. 3-4.

(2) Carl Rabl. — *Ueber die Entwick. der Malermuschel.* Jen. Zeitsch. f. Naturw. Bd. X, 1876.

cellules ; mais, de même que Hatscheck, Rabl décrit une seconde division de la grosse sphère *a*, et il arrive ensuite au stade à sept cellules que j'ai vu chez les Dentales.

Ainsi que je l'ai déjà dit, on peut encore reconnaître, sur les œufs parvenus aux stades suivants, les grandes et les petites cellules, mais les coupes fournissent de meilleures indications. En pratiquant des coupes sur des œufs qui viennent de dépasser le stade représenté par la figure 15, on observe (fig. 16) que les relations entre les macromères et les micromères sont, à peu de chose près, semblables à ce qu'elles étaient lors des stades antérieurs ; on voit trois grandes cellules en bas et huit petites en haut qui limitent une cavité segmentaire bien développée. Ce processus correspond à celui représenté par Rabl, dans ses recherches sur l'*Unio pictorum*, par la figure 18 de la 1re planche ; dans les deux cas, la cavité de segmentation, assez vaste, est entourée par de grandes et de petites cellules.

La partie de l'œuf où sont placées les grandes sphères commence à s'aplatir dès les stades suivants, sur des embryons âgés de sept ou huit heures. La figure 17 montre un œuf vu d'en bas, dont les grosses cellules occupent le milieu ; la figure 18 représente une coupe de ce stade, et les relations y sont particulièrement nettes ; dans les deux cas, la moitié inférieure de l'œuf, *en*, formée par les grosses sphères, est aplatie et paraît même présenter un indice de l'enfoncement. Les coupes dessinées sur les figures 19 et 20 ont été pratiquées, autant que l'on peut en juger d'après la petitesse des cellules, sur des œufs plus avancés ; les cellules inférieures ont pris un aspect spécial, elles se colorent d'une manière différente des autres et leur contenu paraît plus granuleux. J'ai vu en outre, dans la cavité de segmentation, ou bien de petits corps qui correspondent peut-être à des extrémités de cellules voisines (fig. 19), ou bien de vraies cellules munies d'un nucléus bien net (fig. 20) ; dans ce dernier cas, la cavité segmentaire renfermait deux corps, l'un semblable aux cellules supérieures et muni d'un noyau, l'autre semblable aux cellules inférieures et dépourvu de noyau. Je ne puis expliquer d'une manière satisfaisante l'apparition de ces éléments cellulaires, que j'ai souvent trouvés sur les coupes de ces stades ; ce pourrait être une sorte de monstruosité de certains œufs qui se seraient développés d'une manière irrégulière, car on ne peut guère reconnaître des développements monstrueux, par le seul examen des coupes, que lorsqu'on constate de trop grandes différences entre ce développement et un développement normal.

C'est sur les œufs âgés de huit à dix heures que commence l'invagination d'une moitié du blastoderme dans l'autre. Il est très difficile d'étudier ce stade, même sur des œufs conservés ; on ne peut voir cette évolution que sur des œufs éclaircis et coupés, et je n'ai pu avoir sous ce rapport, après m'y être pris de différentes

manières, qu'un petit nombre de bonnes préparations. On peut se rendre compte sur la figure 21 de l'aspect d'un œuf vu par en bas au moment où l'invagination se produit ; cette invagination est plus accentuée d'un côté que de l'autre. J'ai effectué plusieurs coupes d'un œuf à ce stade ; mais comme il est difficile, sinon impossible, de préciser la direction de ces coupes, leur réussite est une affaire de pur hasard ; les coupes des figures 22, 23 et 24, menées transversalement, me paraissent être les plus régulières. La figure 22 montre un groupe de cellules endodermiques rassemblées en une masse compacte, qui paraissent appartenir à l'extrémité antérieure de l'endoderme ; les cellules basilaires sont les plus grandes. La coupe de la figure 23, pratiquée sur le même œuf, est un peu plus postérieure ; on y voit le blastopore *bl* qui conduit dans la cavité invaginée, dont les parois sont constituées par quatre ou six cellules, suivant que l'on regarde les cellules *c* comme appartenant à l'ectoderme ou à l'endoderme ; des deux côtés de la couche invaginée sont placées deux cellules *m* et *m'*, évidemment de nature mésodermique. La figure 24 montre encore les mêmes relations, avec cette différence que le nombre des cellules invaginées est plus petit, ce qui tient à ce que la coupe a passé par la région postérieure de l'œuf ; les cellules *m*, *m'*, très nettement circonscrites, conservent la même position, et renferment un noyau bien distinct. La cellule *m* est si intimement unie à la cellule ectodermique *ec*, sur les deux coupes représentées par les figures 23 et 24, que l'on reconnaît avec peine le trait de segmentation qui les a séparées ; je crois cependant que les cellules *m'* et *ec* sont distinctes l'une de l'autre. Ces coupes sont, à ce qu'il me semble, régulièrement transversales ; il m'est arrivé parfois de couper des embryons qui avaient dépassé les stades des figures 22 et 26, et de n'y trouver encore que l'ectoderme entourant une cavité de segmentation très développée.

Les œufs un peu plus avancés présentent quelques différences avec ceux représentés par les figures 21-24, bien que les relations principales ne soient pas trop changées. La coupe de la figure 25 passe par le milieu de l'embryon ; la portion invaginée est formée d'un plus grand nombre de cellules endodermiques *en* que dans les stades précédents ; entre ces cellules et celles ectodermiques *ec* est placée une cellule mésodermique *m;* la séparation de cette dernière d'avec la cellule endodermique *i* n'est pas très nette sur la préparation représentée par la figure 25, mais elle l'est davantage sur celle de la figure 26. La position sur un seul côté de la préparation de la cellule mésodermique me fait supposer que les coupes des figures 25 et 26 sont obliques par rapport à l'œuf.

Les cils vibratiles apparaissent lorsque la gastrula est arrivée à ces stades. Sur toutes les coupes des figures 22-25, la partie externe saillante de plusieurs cellules ectodermiques porte de petites plaques munies de cils vibratiles assez courts. La figure 22 porte sur le côté gauche et sur le côté droit deux cellules munies de ces

plaques, qu'il convient de nommer *plaques vibratiles;* toutes les coupes de gastrula que j'ai dessinées portent de ces plaques; je n'ai pu constater cependant le mode d'apparition des cils vibratiles ni sur quelles cellules ils apparaissent dès l'abord. La figure 24 montre trois plaques sur le côté droit, la figure 23 trois plaques sur chaque côté, la figure 25 deux de chaque côté et en outre quelques-unes en haut, la figure 26 deux de chaque côté. En résumé, sur des coupes longitudinales, les cils vibratiles semblent apparaître dès l'abord sur deux ou trois cellules à la fois. Relativement aux autres Mollusques, la production des cils vibratiles est très précoce chez les Dentales; tandis que chez ces derniers, ils apparaissent dès les premiers stades de la gastrula, ils ne se forment chez les Teredo qu'après le développement de l'œsophage. Les gastrula de Dentales munies de cils vibratiles possèdent déjà des cellules mésodermiques bien développées; au moins une de ces cellules, la cellule *m*, est en relation immédiate avec une cellule endodermique et paraît en provenir. On voit, sur les figures 23 et 24, une cellule *t* dont la structure est différente de celle des autres; je la mentionne seulement ici pour y revenir plus tard.

La figure 27 représente une coupe longitudinale d'un embryon un peu plus avancé; le blastopore, encore très large, conduit dans la cavité invaginée endodermique; les cellules de l'ectoderme offrent déjà un commencement de différenciation; certaines d'entre elles, les unes antérieures et d'autres latérales, portent sur leur face externe saillante de petites *plaques vibratiles* (*pv*). Ces plaques, très petites, sont constituées, sur des coupes d'œufs durcis et éclaircis, par une substance homogène semblable à une cuticule; leur forme est largement conique, le sommet du cône se dirigeant vers le noyau de la cellule et s'appliquant même parfois sur lui. Outre ces cellules vibratiles, la couche ectodermique montre, en plus, deux cellules (*mt*), dont la structure est différente de celle des autres, et que je regarde comme les premières cellules du manteau, de la glande préconchylienne. La cellule *en*, de nature endodermique, se prolonge en une saillie qui s'avance entre l'ectoderme et l'endoderme. Sur une coupe voisine de celle-ci, représentée par la figure 27, les cellules de la face ventrale, *ts*, placées entre les cellules de la houppe vibratile, *hv*, et les cellules vibratiles du voile, *pv*, s'enfoncent légèrement dans la cavité du corps; ce sont là les premières traces d'un épaississement local de l'ectoderme, qui jouera un grand rôle dans les stades postérieurs.

Lors du stade suivant, l'embryon est âgé d'environ douze heures, et l'on peut l'observer vers les cinq heures au matin de la journée qui suit celle de la ponte (1); il appartient au stade désigné par M. de Lacaze-Duthiers sous le nom de larve na-

---

(1) Comme cela a été si justement observé par M. de Lacaze-Duthiers, les Dentales rejettent leurs œufs vers quatre à cinq heures de l'après-midi; cette particularité empêche de bien suivre les premiers stades du développement, puisqu'ils se passent pendant la nuit.

geante. Cette particularité est peu caractéristique, puisque l'embryon nage sans interruption depuis le stade de gastrula jusqu'au dixième jour environ du développement. M. de Lacaze-Duthiers représente ce stade par la figure 12 de la planche VI et les figures 1 et 2 de la planche VII, mais les deux premiers dessins sont un peu confus ; sur la figure 12, l'embryon est muni de trois couronnes de cils vibratiles placées sur les faces externes saillantes des cellules; sur la figure 1 de la planche VII, il en possède quatre, et sur la figure 2 le nombre des couronnes atteint le chiffre sept. Je n'ai jamais eu l'occasion d'observer des stades semblables, et celui de la douzième heure, tel que je l'ai observé, est représenté par la figure 28 ; ce dessin a été exécuté d'après une larve traitée par l'acide et éclaircie par la créosote. Cette larve possède trois couronnes de cils vibratiles et encore elle ne porte que deux houppes vibratiles sur sa face dorsale; l'extrémité antérieure est formée par trois cellules également munies de cils. Le milieu du corps est constitué par de grandes cellules disposées sur trois ou quatre rangées, entre lesquelles il existe, en outre, deux ou trois rangées de cellules plus petites ; les grandes cellules portent sur leur face saillante externe des plaques vibratiles, et comme elles sont disposées en rangées régulières, les cils qu'elles portent sont également disposés en couronnes régulières qui entourent la larve. J'ai compté, outre la houppe antérieure, trois et parfois quatre de ces couronnes, tandis que M. de Lacaze-Duthiers en dessine sept sur la figure 2 de la planche VII : je n'ai jamais observé un cas pareil, d'autant plus que ces couronnes supplémentaires n'existent pas sur les embryons plus avancés, lorsque les cils abandonnent les parties saillantes des cellules pour descendre dans les rainures laissées entre les rangées cellulaires.

La larve de la figure 28 a été orientée de manière à montrer son blastopore de profil. J'ai fait un grand nombre de coupes transversales et de coupes longitudinales de ce stade, mais il est bien difficile d'en préciser la direction ; la figure 29 est une coupe longitudinale. Le large blastopore conduit dans une cavité intestinale limitée par un nombre bien restreint de cellules, sept en tout ; les cellules sont encore très grandes, mais subissent cependant des divisions ; la cellule supérieure est segmentée en deux, et la cellule *e* se prépare à une division prochaine ; les cellules *en* paraissent être de nature endodermique. Le feuillet ectodermique présente une différenciation déjà bien accentuée sur des embryons encore si jeunes ; on y reconnaît nettement les trois cellules qui supportent la houppe antérieure vibratile, et, sur la face dorsale, quatre cellules plus opaques qui sont les premières traces du manteau ou de la glande préconchylienne ; entre ces cellules et celles de la houppe vibratile antérieure sur la face dorsale du corps, entre la houppe et la bouche, sur la face ventrale, sont placées cinq cellules de chaque côté ; les deux cellules supérieures de la face dorsale sont plus petites que les autres, la seconde étant un peu enfoncée dans la cavité de segmentation ou cavité du corps ; dans la

région postérieure, entre les cellules du manteau et le blastopore, sont seulement situées quatre petites cellules.

Entre la dernière cellule endodermique dorsale, *en*, et les cellules ectodermiques voisines, en y comprenant celles du manteau, on voit un corps triangulaire, *m*, dont les contours sont distincts de ceux des cellules environnantes ; ce corps, sur la figure 29, ne renferme pas de nucléus, mais sur les coupes voisines, il en contenait un bien net. Cette existence d'un noyau sur les coupes les plus voisines de celle pratiquée par la ligne médiane indique bien qu'il s'agit là d'une vraie cellule, que sa position tend à faire considérer comme mésodermique ; j'ai représenté ce noyau sur la figure 29 pour bien montrer que ce corps *m* est une vraie cellule située latéralement, puisque la coupe médiane longitudinale n'en a atteint qu'une extrémité dépourvue de nucléus.

La figure 30 montre une coupe transversale du même stade. L'ectoderme y est en entier constitué par de grandes cellules munies de plaques vibratiles *pv* ; il est formé sur cette coupe par treize cellules parmi lesquelles onze sont munies chacune d'un grand noyau, les deux autres étant les cellules dorsales du manteau. L'endoderme est représenté par six cellules renfermant chacune un nucléus ; entre l'endoderme et l'ectoderme est située sur le côté droit une cellule *m* dont le noyau, granuleux et fortement coloré par le carmin, paraît se préparer à une division. Sur le côté gauche il existe seulement une petite cellule mésodermique *m'* pourvue d'un nucléus bien net, et un élément qui semble être l'extrémité d'une cellule dont le noyau n'aurait pas été compris dans l'épaisseur de la coupe dessinée et serait conservé sur les coupes voisines. Cette coupe démontre qu'à ce stade l'embryon est à peu près constitué de la même manière qu'une jeune gastrula.

Les études par transparence et par des coupes longitudinales et transversales de ce stade démontrent que le blastopore n'est pas situé sur la région postérieure et n'occupe plus toute l'extrémité orale de la gastrula, comme cela existe sur les figures 23, 24, 25 et même 27, mais qu'il est repoussé vers la face ventrale, et que sa place est occupée par des éléments que la gastrula ne possédait pas. Ainsi, sur la figure 28, on peut conduire entre le blastopore *bl* et le point *d* une ligne *dbl* qui sépare du corps de la larve une petite région, la région orale primitive de la gastrula, où commence à paraître un petit mamelon *c* qui, comme nous le verrons plus tard, s'agrandira de plus en plus et formera presque tout le corps du jeune Dentale ; quant à la région supérieure à la ligne *dbl*, au blastopore et aux cellules *mt*, elle constituera le voile, organe embryonnaire qui disparaît complètement lorsque la larve se transforme. Ce mamelon *c* n'est pas très prononcé sur la coupe médiane de la figure 29, mais il l'est davantage sur les côtés de la larve, comme on peut s'en rendre compte en examinant la figure 28.

J'ai déjà signalé plus haut ce fait que les Dentales rejettent leurs œufs vers cinq heures de l'après-midi; dès la quatorzième heure après cette opération, c'est-à-dire vers sept heures du matin, les larves, qui se sont délivrées de leur enveloppe ovarienne et du mucus qui les entouraient, nagent avec assez d'agilité. Leur corps (fig. 31) est suffisamment allongé et la partie antérieure, située en arrière de la région couverte par les cils vibratiles, est assez prononcée ; en avant, sont les trois grandes cellules qui portent la houppe vibratile *hv;* les côtés sont formés par des cellules volumineuses dont les cils sont placés dans des sillons, au lieu d'être placés sur la partie externe saillante comme dans les stades précédents. La figure 32 représente une coupe longitudinale d'une telle larve. Les cellules sont en général plus petites qu'elles ne l'étaient auparavant; le blastopore, entièrement reporté sur la face ventrale, est tellement étroit qu'il ressemble à une fissure. L'ectoderme est constitué par les éléments que nous connaissons déjà, avec cette différence qu'entre les cellules de la houppe vibratile *hv* et celles du voile *v* on en trouve d'autres *p* qui diffèrent de leurs voisines par leur aspect et paraissent s'enfoncer légèrement dans la cavité du corps ; en général, les cellules ectodermiques sont plus petites que dans les stades précédents, mais celles de la face dorsale du corps le sont encore davantage que celles de la face ventrale.

Les cellules du manteau sont au nombre de quatre; derrière elles et allant jusqu'au blastopore existe une région du corps qui manque dans les stades plus jeunes; cette région est composée de grandes cellules qui forment un mamelon compacte occupant toute l'extrémité postérieure du corps. Autant que cela est visible sur une coupe longitudinale, l'intérieur du corps est occupé par le cul-de-sac intestinal et les cellules mésodermiques *m* et *m'*. Sur une coupe transversale de la même larve (fig. 33), j'ai vu les cellules ectodermiques *p*, situées entre la houppe vibratile *hv* et le voile *v*, s'enfoncer dans l'intérieur de la cavité segmentaire jusqu'à la rencontre des cellules endodermiques *en*. Les coupes transversales montrent que la structure des larves parvenues à ce stade est encore assez simple ; la figure 34 représente une de ces coupes passant par le milieu du corps, un peu plus haut que la bouche, et l'on y voit dans l'intérieur un endoderme constitué par de grandes cellules semblables à celles des premiers stades du développement ; à droite et à gauche de ce tube intestinal sont placées de grandes cellules mésodermiques *m*. L'ectoderme est formé par de grandes cellules du voile *v*, disposées en une seule couche et possédant chacune un gros noyau nettement circonscrit.

La figure 35 montre une coupe transversale d'une larve également âgée de quatorze heures, mais un peu plus développée que celles décrites ci-dessus; la coupe est un peu oblique, puisque la figure est allongée; les cellules y sont encore plus petites que précédemment. Le mésoderme est constitué de chaque côté par trois cellules *m*, *m'*, *m''*; l'endoderme entoure en haut une cavité intestinale qui

se rétrécit peu à peu vers le bas pour y disparaître complètement; cette coupe, ainsi que la précédente, a été traitée par l'acide osmique. L'aspect des cellules est très différent suivant que l'on a traité les embryons par l'acide osmique ou par l'acide chromique; dans le premier cas, on ne distingue que le grand nucléus et parfois le nucléole avec des granulations vitellines arrondies, souvent brunes et même noires, surtout dans les cellules externes ectodermiques; dans le second cas, dont la figure 32 montre un exemple, on ne voit dans l'intérieur des cellules que des traînées protoplasmatiques accompagnées de petites sphères vitellines granuleuses. J'ai employé pour la première fois dans cette description le nom de *voile* en l'appliquant aux grandes cellules qui entourent la larve dans sa partie médiane; je conserverai ce nom dans les descriptions suivantes, car ces mêmes cellules, repoussées en avant, constitueront le voile définitif de la larve.

Dès maintenant, la larve approche avec assez de rapidité de sa forme définitive, qu'elle atteint vers la vingt-quatrième heure de son développement. Comme transition entre cette forme définitive et celle que je viens de décrire, je choisis le stade de dix-sept heures, qui arrive à peu près vers les dix heures du matin dans la journée qui suit celle de la ponte. La figure 36 représente cette larve de profil; la bouche est placée sur le côté droit, le manteau est situé sur le côté gauche ; les cils vibratiles sont disposés en une houppe antérieure et trois couronnes médianes placées au fond de sillons circulaires ; ces trois couronnes vibratiles sont surtout bien visibles lorsqu'on examine la larve de face.

La figure 37 montre une coupe longitudinale de cette larve, passant d'un côté par la bouche *b* et de l'autre par les cellules du manteau *mt ;* cette coupe n'est pas très différente de celle du stade précédent (fig. 32), le seul progrès porte sur le nombre plus considérable des cellules mésodermiques *m* et des cellules ectodermiques qui constituent l'extrémité postérieure de la larve ; celles-ci sont plus petites que dans les stades précédents et sont disposées sur deux rangs. L'enfoncement buccal est bien apparent, mais je n'ai pu voir avec netteté sur cette coupe sa communication avec la cavité intestinale ; il est obstrué par une substance granuleuse. Du côté de la bouche (face ventrale) comme du côté du manteau (face dorsale), et mettant à part les extrémités antérieure et postérieure, il n'existe que trois cellules pour constituer la paroi du corps, pour former le voile. Les cils vibratiles de ces cellules sont seulement situés sur leurs extrémités postérieures et placés ainsi dans des enfoncements, tandis que les parties médianes de ces mêmes cellules, soulevées et formant des bourrelets circulaires, donnent à la larve du Dentale cette ressemblance avec les larves des Annélides si justement appréciée par M. de Lacaze-Duthiers. Seulement, on pourrait croire, d'après les recherches de ce savant, que ces bourrelets correspondent à des soulèvements de la paroi du

corps entière, comme cela existe chez les Annélides, tandis que, comme nous le voyons, ces bourrelets correspondent seulement à des saillies de la partie externe des cellules ectodermiques du voile: c'est là une différence réelle et d'une importance embryogénique considérable.

Entre les cellules de la houppe vibratile *hv* et celles du voile *s*, la coupe a rencontré, sur la face ventrale de la larve, quelques cellules *p* qui paraissent ou appartenir à l'ectoderme et correspondre peut-être à ces cellules représentées en voie d'invagination dans la figure 32, ou bien appartenir au mésoderme et provenir de la cellule *m'* de la même figure 32.

J'ai préparé toute une série de coupes transversales de ce stade, et j'en ferai la description en commençant par celles pratiquées dans l'extrémité postérieure de la larve. La coupe la plus postérieure, que je n'ai pas figurée, offrait seulement une plaque de cellules sans aucune différenciation. La figure 38 représente la troisième coupe à partir de l'extrémité postérieure ; les cellules ventrales sont tout-à-fait uniformes ; la face dorsale est occupée par les cellules du manteau *mt*. La coupe de la figure 39 est encore plus éloignée de l'extrémité postérieure ; la larve a une forme triangulaire, et parmi les cellules de la face ventrale, quelques-unes superficielles *n*, ont un aspect différent des autres qui sont plus profondes. On voit, sur la figure 40, que les cellules du manteau commencent à disparaître et que leur extrémité superficielle seule est encore visible ; les premiers cils vibratiles se montrent déjà. Sur la face ventrale, on voit un soulèvement médian limité de chaque côté par une petite dépression latérale; on reconnaît dans l'intérieur de la coupe plusieurs noyaux et des contours assez nets de cellules.; je pense que ce sont là les extrémités internes des cellules ectodermiques de la région postérieure du corps.

Sur la coupe, encore plus antérieure, représentée par la figure 41, les cellules du manteau manquent tout-à-fait et leur place est occupée par les cellules vibratiles du voile ; on distingue, sur la face ventrale, un épaississement de l'ectoderme, premier indice de la formation du pied de la larve. L'intérieur de la coupe est rempli par des cellules dont je n'ai pas trop pu élucider la nature ; je pense qu'elles appartiennent au mésoderme, mais une partie d'entre elles pourrait dépendre de l'endoderme et être les extrémités des éléments endodermiques. Sur la figure 42, qui représente la coupe suivante, les relations sont encore plus nettes ; les cellules de l'endoderme sont réunies en une circonférence bien fermée et en rapport direct avec l'ectoderme sur la face ventrale ; la paroi du corps est constituée par des cellules qui portent des cils vibratiles dans la région antérieure ; entre les éléments de l'ectoderme et ceux de l'endoderme est intercalé, dans la région dorsale, un groupe de cellules mésodermiques *m*. Sur la coupe suivante (fig. 43) on reconnaît la bouche, *o*, qui conduit par un canal très étroit dans la

cavité intestinale; la partie interne de ce canal, c'est-à-dire la partie la plus rapprochée de la bouche, est constituée par des cellules ectodermiques, autant que l'on peut en juger d'après leur aspect différent de celui des cellules intestinales *en*. Celles-ci ne sont pas nombreuses, puisque la coupe ne m'en a offert que six, les deux inférieures étant plus grandes que les autres. La face dorsale de l'endoderme supporte un groupe de cellules mésodermiques; des cellules de même nature, *m'*, sont également placées des deux côtés du tube œsophagien, c'est-à-dire de la portion ectodermique du tube intestinal.

Sur la coupe suivante (fig. 44), les relations sont un peu différentes. La cavité endodermique occupe la face dorsale du corps, et l'œsophage *oe* n'est plus représenté que par une petite échancrure ventrale ; de chaque côté de cette échancrure sont placées deux grandes cellules *m*, munies de noyaux bien nets, et qui correspondent peut-être aux grandes cellules endodermiques inférieures de la figure 43. La figure 45 montre les mêmes rapports que la figure 44, seulement l'échancrure œsophagienne n'existe plus, et la face dorsale n'est plus constituée par les cellules du voile, mais bien par ces éléments aplatis situés entre celles-ci et la houppe vibratile antérieure. L'endoderme disparaît tout-à-fait sur les coupes suivantes, qui traversent alors l'extrémité antérieure de la larve, et on ne voit plus que des cellules ectodermiques.

Une description aussi minutieuse de la larve âgée de dix-sept heures était nécessaire, car sa structure interne reste ainsi stationnaire pendant une longue période de temps, et les seuls changements portent sur la forme de la larve, le développement du manteau et celui de la coquille, enfin sur le déplacement des cellules du voile.

Depuis le stade de dix-sept heures, que je viens de décrire, jusqu'au stade de vingt-quatre heures, la forme de la larve ne subit pas de modifications, sauf cependant le mamelon postérieur qui s'allonge ainsi que le tube œsophagien.

La figure 46 montre une larve de vingt-quatre heures, traitée par l'acide et éclaircie par la créosote ; on y voit très distinctement les trois rangées de cellules qui correspondent aux trois couronnes vibratiles; la région antérieure du corps est recouverte de cils vibratiles très courts. La figure 47 représente une coupe longitudinale de ce stade; l'œsophage *oe*, sous la forme d'un tube allongé, conduit de l'ouverture buccale *o* dans la cavité intestinale ; je n'ai pu voir sur la coupe la communication directe de cette cavité avec l'œsophage, mais elle est indiscutable, puisque les deux parois de ces organes sont appliquées l'une contre l'autre; cet insuccès vient seulement de ce qu'il est impossible de pratiquer, dans des larves aussi petites, des coupes régulièrement longitudinales. Les cellules du manteau *mt*, situées sur la face dorsale du corps et descendant en bas jusque vers l'extrémité du mamelon postérieur, entourent une petite invagination nommée aujourd'hui glande préconchylienne. La figure 48 montre une coupe transversale

de ce stade; la coupe a passé par les grandes cellules ectodermiques du voile. Dans l'intérieur sont situés deux tubes, l'un supérieur, *en*, qui est l'intestin, et l'autre inférieur qui est l'œsophage; de chaque côté des tubes sont placées les cellules mésodermiques *m*, en nombre plus considérable que dans les stades précédents. C'est pendant ce stade que les cellules du voile occupent la plus grande surface du corps de la larve, et en recouvrent presque toute la partie médiane; déjà, deux changements commencent à se manifester : l'un consiste en la concentration antérieure, vers la houppe vibratile, des cellules du voile; l'autre porte sur la région postérieure du corps, qui s'allonge et devient beaucoup plus volumineuse.

La figure 49 représente une larve âgée de trente heures, et on voit qu'elle diffère considérablement de celle de vingt-quatre heures (fig. 46) par l'allongement de la région postérieure; du reste, la coupe longitudinale (fig. 50) montre encore mieux et accentue davantage ces différences. Les coupes transversales qui ont passé par la région antérieure du corps ressemblent beaucoup à celle représentée par la figure 48, aussi ne les ai-je pas dessinées; seules, les coupes qui ont intéressé la région postérieure sont importantes à signaler, à cause du développement du manteau. La figure 51 montre une coupe transversale qui passe sous les cellules antérieures du manteau, à la hauteur de la lettre *a* dans la figure 50; on y voit une cavité *c* fermée de tous côtés par les cellules du manteau, plus grande sur les côtés que vers le milieu, et qui correspond à la cavité du manteau dans la figure 50; l'ensemble de ce repli palléal est recourbé vers la face ventrale. La coupe de la figure 51', un peu plus postérieure que la précédente, la suit immédiatement dans la série des coupes successives; le manteau est alors tout-à-fait ouvert; ce stade doit correspondre à celui représenté par M. de Lacaze-Duthiers dans la figure 5 de la planche VII. Ces coupes transversales me font supposer, par leur aspect, que les coupes longitudinales des figures 47 et 50 sont un peu latérales, puisqu'elles ont passé par la cavité béante *c* de la figure 51.

Je possède, parmi mes préparations, une coupe longitudinale de larve appartenant à ce stade ou à un stade peu différent, mais dont je ne puis trop préciser l'âge, si remarquable par la netteté de la disposition de l'épithélium intestinal et par l'allongement de la région occupée par le manteau, que je ne puis résister au désir de la figurer (fig. 52).

La figure 53 représente une larve âgée de trente-quatre heures; elle diffère de la précédente par la plus grande concentration antérieure du voile et la largeur plus considérable de la région postérieure. En examinant cette larve par sa face ventrale, on voit sur chaque côté du corps un repli *mt*, qui s'élargit en avant et pénètre assez dans les parois du voile, se rétrécit en arrière et converge vers celui de l'autre côté en se perdant peu à peu dans l'ectoderme de la région postérieure; entre ces deux replis est situé un large mamelon *p* qui les domine,

c'est le pied en voie de formation. Mais, pour bien saisir les relations des organes, il faut étudier les coupes longitudinales et transversales.

La figure 54 est un dessin d'une coupe longitudinale ; le voile, toujours muni de ses trois couronnes vibratiles et pourvu, en outre, d'une petite houppe de cils située immédiatement au-dessus de la bouche, n'occupe plus que le tiers de la largeur de la larve ; la houppe vibratile antérieure est légèrement reportée vers la face dorsale du corps. Entre les cellules de cette houppe et celles du voile, toujours sur la même face dorsale, les cellules de l'ectoderme sont minces et plates, tandis que sur la face ventrale, la paroi ectodermique, plus épaisse, renferme un grand nombre de petits noyaux. Cet épaississement existe sur presque toutes les coupes qui passent par la houppe vibratile et par la face ventrale. Le manteau est seulement représenté par un petit amas cellulaire dorsal, *mt*, placé immédiatement en arrière des cellules du voile ; il est évident que sur cette coupe, médiane et longitudinale, l'on ne peut trouver trace des replis palléaux, puisqu'ils sont situés sur les côtés du corps. L'ectoderme de la face ventrale post-buccale, très épais, est divisible en deux régions : l'une antérieure, convexe, étendue de la bouche *o* jusqu'à une petite fossette *f*, constituera le *pied* de la larve ; l'autre, postérieure, formera plus tard une sorte de rigole sur l'extrémité postérieure du corps. Quant aux organes internes, la bouche *o* conduit dans un œsophage *oe* dont les parois sont constituées par des cellules cylindriques munies de noyaux bien nets ; l'œsophage communique avec l'intestin médian *in* dont la cavité en forme de fente se perd en arrière entre les cellules granuleuses endodermiques. Le mésoderme est représenté par quelques cellules situées entre la région ventrale de l'intestin et la partie de l'ectoderme qui formera le pied.

La figure 55 montre une coupe longitudinale plus latérale que la précédente; elle passe par un des replis du manteau qui s'enfoncent dans le voile en avant *(mt)* et entourent en arrière, en *mt'*, le pied. Sur la face ventrale, entre la houppe vibratile et le voile, est situé un épaississement cellulaire *p* qui contient un grand nombre de petits noyaux et paraît s'enfoncer légèrement dans l'intérieur du corps. Le mésoderme *m* est constitué par une rangée de grosses cellules étendue depuis l'épaississement *p* jusqu'à l'extrémité postérieure du corps.

Les coupes tranversales de cette larve âgée de trente-quatre heures sont également très instructives. La coupe de la figure 56 passe par la région postérieure du voile et les replis palléaux qui y sont enfoncés ; ces replis, entièrement fermés, situés chacun sur un des côtés de la larve et sur sa face ventrale, sont séparés l'un de l'autre par une bande de tissu. Des cils vibratiles sont situés sur la partie dorsale de cette coupe, tandis qu'il n'en existe pas sur la partie ventrale ; dans l'intérieur est placé l'intestin entouré du mésoderme *m*. La coupe de la figure 57 est un peu plus postérieure, elle n'intéresse pas le voile ou n'en intéresse tout au moins que la partie

dorsale située le plus en arrière; le repli palléal gauche est ouvert tandis que le droit est encore réuni au pied. La coupe de la figure 58 est encore plus postérieure que celle de la figure 57; les replis du manteau entourent librement le pied, mais ne se soudent ni entre eux ni avec lui. Cette coupe passe par une région où existent encore les grosses cellules du manteau *mt*, de la figure 54. Je ne dessine pas les coupes suivantes, tout-à-fait postérieures, qui offrent seulement ceci de particulier que les replis du manteau diminuent peu à peu d'importance jusqu'à leur entière disparition, en même temps que leurs cellules deviennent extrêmement plates.

La larve âgée de trente-quatre heures est parfaitement connue; sa particularité la plus saillante consiste dans l'extension de plus en plus grande des replis palléaux sur la face ventrale et dans le soulèvement du pied. Tous ces processus s'accentuent encore davantage durant le cours du développement ultérieur, comme on peut s'en assurer en examinant une larve âgée de trente-sept heures (fig. 59); les replis du manteau se sont rencontrés derrière le pied et y forment une sorte de rigole, la concentration du voile a également fait quelques progrès; mais le phénomène le plus important dans ce stade est l'apparition, entre les cellules de la houppe vibratile antérieure et celles du voile, sur la face ventrale du corps, de deux enfoncements qui donneront naissance à des organes principaux du Dentale. Comme ces enfoncement sont ventraux et disposés latéralement, on peut bien se rendre compte de leur structure sur les coupes frontales et tangentielles, passant par le pied tout en étant parallèles à l'axe longitudinal du corps. Sur une semblable coupe (fig. 60), on voit, entre le bourrelet *hv* de la houppe vibratile et le voile, deux enfoncements *ts*, limités par des cellules épithéliales cylindriques contenant de petits noyaux, qui s'avancent jusque sur les parties latérales du bourrelet porteur de la houppe vibratile. A part ces enfoncements, la coupe n'offre plus rien d'important; le voile, muni de ses trois houppes de cils vibratiles, houppes qui correspondent aux coupes des couronnes, est situé en avant des épaississements ectodermiques palléaux; dans l'intérieur, on voit en haut la coupe de l'œsophage; quant aux autres régions, occupées par les cellules des divers feuillets, je n'ai pas cru nécessaire de les reproduire.

La figure 61 représente une coupe parallèle à celle de la figure 60, mais plus ventrale en ce sens qu'elle passe par les replis palléaux *mt* qui entourent le pied et par le pied *p* lui-même; si cette coupe est plus petite que la précédente, cela tient à ce qu'elle est plus extérieure, plus tangentielle. Le mamelon de la houppe vibratile antérieure *hv* est tout petit, car c'est à peine si la coupe l'a intéressé; en revanche, les deux enfoncements *ts* sont plus profonds que sur la figure 60. Les cellules qui les limitent passent peu à peu à celles du mamelon *hv*, et les deux enfoncements se réunissent l'un avec l'autre tout autour de ce dernier par l'intermédiaire des cellules *i*; ainsi, ces enfoncements ne sont pas isolés l'un de l'autre, et on peut dire

que, sur la face ventrale de la larve, entre le voile et la houppe vibratile, il se forme un épaississement tissulaire qui gagne et s'étend de chaque côté, mais qui ne pouvant s'étaler en largeur à cause de la concentration antérieure du voile toujours de plus en plus accentuée, se replie sur lui-même des deux côtés, et constitue un canal dont les parois sont adossées à celles de l'œsophage. Ces enfoncements correspondent tout-à-fait, d'après leur position, aux épaississements *p* de la figure 55, déjà décrits; ces derniers sont en effet l'indice des premiers; la courbure est à peine prononcée sur la figure 55, elle l'est davantage sur les figures 60 et 61, et nous verrons ensuite dans la description des stades ultérieurs que ces épaississements *p* se transforment en deux vrais tubes latéraux.

Les coupes transversales de ces larves âgées de trente-sept heures offrent des particularités bien intéressantes, car c'est à ce stade qu'apparaissent les otocystes. Les coupes qui passent par la région intérieure du voile ressemblent à celles des figures 48 et 56, et je ne crois pas utile de les reproduire de nouveau ; seules, les coupes plus postérieures renferment les nouveaux organes, les otocystes. Je n'ai pas complètement réussi à trouver les premières traces de leur formation; certaines larves de trente-sept heures ne m'en ont pas montré, et on a vu que les coupes longitudinales tangentielles (fig. 60 et 61) n'en renfermaient aucun indice; je croyais d'abord que les otocystes apparaissaient seulement dès le stade de trente-huit heures, mais cependant j'en ai vu un sur la coupe représentée par la figure 62, appartenant à une larve de trente-sept heures, et sur le côté droit de la préparation. Cette coupe passe par un point du corps tel que les cellules du manteau *mt* sont bien développées sur la face dorsale et descendent assez bas sur les côtés et la face ventrale en formant deux replis *mt* assez éloignés l'un de l'autre. On voit, dans une région avoisinant celle où le replis palléal droit se sépare du reste du corps, une petite cavité *ot* entourée par cinq cellules dont les deux plus externes font en même temps partie de la paroi du corps ; on distingue même, entre ces deux cellules, une ligne de séparation qui indique le reste de l'invagination qui a probablement formé les otocystes. Ni sur le côté gauche de cette coupe, ni sur les coupes voisines, ni sur les coupes d'autres larves, je n'ai vu la moindre trace d'un otocyste, ce qui me porte à croire que le développement décrit ci-dessus est un peu précoce. Seulement, sur le côté gauche de la coupe (fig. 62) il existe, dans une place correspondante à celle de l'otocyste droit *ot*, une grande cellule *et* qui ressemble par son aspect granuleux aux autres cellules ectodermiques, et s'enfonce dans l'intérieur du corps entre les cellules du mésoderme.

En ce qui concerne les autres éléments, les cellules, à ce stade, sont encore très grandes; le pied est limité sur sa face ventrale par onze cellules cylindriques disposées en une seule rangée. La partie dorsale de la coupe est occupée par le tube intestinal *in*, dont les parois sont formées par cinq ou six cellules remplies de cor-

puscules vitellins et de ces grandes alvéoles qui sont caractéristiques de l'endoderme des Dentales. Le mésoderme est composé de trois groupes de cellules; l'un d'entre eux, *m*, est borné en haut par l'intestin, de côté par les otocystes, en bas par l'ectoderme du pied; les deux autres, *m'*, sont situés des deux côtés de l'intestin.

On remarque déjà sur cette coupe (fig. 62) une petite échancrure située à l'extrémité du pied; mais, sur la coupe suivante (fig. 63), encore plus postérieure, l'échancrure a fait place à une cavité *e* entourée par trois cellules; une coupe plus rapprochée de l'extrémité postérieure du corps (fig. 64) montre cette cavité encore plus grande, et paraissant s'ouvrir au dehors entre deux cellules ectodermiques placées à l'extrémité du pied. Je ne puis dire avec assurance s'il s'agit là de la formation d'une glande pédieuse ou bien si c'est un fait anormal; j'ai retrouvé plusieurs fois, dans des stades ultérieurs, des développements semblables, et je n'ai jamais réussi à reconnaître leur nature; aussi, je mentionne ces faits sans en donner d'explication. J'ai cru un instant avoir affaire à une glande pédieuse semblable à celle des Chitons, mais je n'ai pas retrouvé sur des stades plus avancés cette ouverture extérieure de la cavité, et, en outre, les cellules *e* me paraissent être d'origine mésodermique; il n'y a donc rien, dans ce cas, qui corresponde au développement de la glande pédieuse de Chitons.

Le stade de trente-huit heures offre ce caractère constant que toutes les larves qui y parviennent sont pourvues d'otocystes; mais, à part cela, ces larves diffèrent fréquemment les unes des autres par la différenciation des tissus et le développement du manteau; chez les unes (fig. 68), les replis palléaux conservent les mêmes relations qu'au stade de trente-sept heures; chez les autres (fig. 71), ils se rencontrent et se soudent l'un à l'autre sur une plus ou moins grande étendue de la face ventrale. Mais le caractère le plus important de ce stade est l'enfoncement déjà bien accentué des canaux *ts*, que je nommerai désormais tubes sincipitaux.

L'aspect extérieur de la larve diffère très peu de celui représenté par la figure 59, et je ne veux pas le reproduire de nouveau; j'en figure une coupe longitudinale tangentielle, passant vers la région ventrale du corps par les deux tubes sincipitaux (fig. 65), et correspondant ainsi à la coupe (fig. 60) de l'embryon de trente-sept heures. Les tubes sincipitaux *ts* descendent presque jusque vers le milieu du voile, et leurs bords remontent sur les côtés du mamelon qui porte la houppe vibratile antérieure; les cellules de leurs parois sont cylindriques, et, dans le fond même des tubes, allongées vers l'intérieur du corps. En pratiquant une série de coupes longitudinales, on voit que les tubes sincipitaux ne sont développés que sur la face ventrale de la larve, et, dans la région où le bourrelet qui porte les cils vibratiles se confond avec le corps, les tubes se réunissent l'un à

l'autre par une série de cellules correspondant à celles représentées en *i* sur la figure 61. Entre les tubes qui s'enfoncent dans le corps et le voile qui s'étend en avant, il existe toujours quelques noyaux *n* de cellules mésodermiques, qui persistent dans cette position sur les stades plus avancés. L'œsophage *oe*, le pied *p*, les replis du manteau *mt*, conservent les mêmes relations que dans la figure 60.

Les figures 66 et 67 représentent des coupes transversales passant par la région antérieure de la larve. La coupe de la figure 66 est assez proche de l'extrémité antérieure; la paroi externe est formée par les grandes cellules du voile, dépourvues de noyaux et de cils vibratiles, ce qui provient de ce que la coupe ne les a pas intéressés. Dans l'intérieur on voit les coupes transversales des tubes sincipitaux *ts*, placés de part et d'autre d'un amas cellulaire qui occupe le milieu de la figure, et plus rapprochés de la face ventrale que de la face dorsale; un peu allongés et comprimés latéralement, leurs parois sont formées par une douzaine de cellules. On voit dans la région dorsale de cette coupe un espace vide *c*, qui ne renferme pas de tissus; je m'explique la présence sur la coupe de cet espace par celle d'une dépression sur la face dorsale de la larve entière; les noyaux *e* appartiendraient ainsi aux cellules épithéliales de cette face dorsale. — Les coupes successives suivantes présentent à peu près la même structure que celle qui vient d'être décrite, et c'est seulement sur la cinquième après celle-ci que les tubes sincipitaux commencent à disparaître.

La figure 67 montre une de ces coupes transversales plus éloignées de l'extrémité antérieure; on voit encore de chaque côté de l'œsophage un amas cellulaire *ts* qui correspond par sa position et l'aspect de ses cellules aux tubes sincipitaux, mais dont la cavité commence à disparaître; la coupe aurait donc passé par l'extrémité la plus profonde de ces tubes, dans une région où, comme on le voit sur la figure 65, les parois sont accolées l'une à l'autre et la cavité n'existe plus. L'œsophage *oe*, placé entre les tubes *ts* dans la région ventrale, est surmonté par un groupe de cellules renfermant ces granulations caractéristiques des cellules intestinales, mais ne contenant pas de noyaux, sans doute parce que, situés dans les parties les plus profondes des cellules, la coupe ne les a pas intéressés. Les cellules du voile possèdent leurs noyaux et la plupart d'entre elles portent leurs cils vibratiles; les cils ne sont pas insérés sur la superficie des cellules, mais ils pénètrent assez profondément dans leur intérieur. Chaque cellule est pourvue d'un nombre variable de cils vibratiles, depuis deux jusqu'à une dizaine, qui se réunissent les uns aux autres en pénétrant dans la substance cellulaire pour former une base commune; cette hampe commence au-dessous de la cuticule et descend parfois jusqu'au noyau; c'est seulement à l'extérieur que les cils sont séparés les uns des autres. La cuticule est bien nette partout où existent les cils vibratiles, mais on ne la voit pas ailleurs; la figure 67 représente mieux ces relations qu'une longue description; je ferai seulement remarquer

que j'ai vu parfois les bases communes des cils vibratiles *b*, se réunir entre elles et constituer ainsi un corps conique assez volumineux qui pénètre jusque vers le nucléus.

Les tubes sincipitaux existent, avec une cavité bien nette, sur huit coupes transversales successives; la coupe de la figure 66 est la sixième; la coupe de la figure 67, où la cavité des tubes n'existe plus, est la douzième ; il vient ensuite, en suivant toujours la série, trois coupes où l'on observe seulement le voile, deux coupes où les replis palléaux sont disposés comme dans la figure 56, c'est-à-dire réunis avec le reste du corps, trois coupes ensuite où les replis palléaux sont libres et séparés du pied comme dans les figures 57 et 58, et c'est enfin sur la coupe qui vient immédiatement après celle-ci que l'on remarque les deux otocystes ; je ne figure pas, à cause de leur peu d'importance, toutes les coupes que je viens d'énumérer, je m'arrête à la dernière.

Dans celle-ci (fig. 68), on voit des deux côtés les otocystes *ot* bien formés; seulement, le gauche est à peine séparé de la cavité branchiale, c'est-à-dire de la cavité laissée entre les replis palléaux et le pied, par deux extrémités de cellules qui se touchent; la séparation de l'otocyste droit d'avec la cavité branchiale est plus accentuée, car les cellules qui se touchent sont adossées par une plus large surface. Mais, dans un cas comme dans l'autre, les cellules qui constituent les parois de ces vésicules font également partie des parois de la cavité branchiale. Cette coupe présente en outre ceci d'intéressant que les cellules ectodermiques du pied sont très développées et bien allongées, et que deux d'entre elles s'enfoncent sous la couche épithéliale pour former ainsi des cellules ectodermiques sous-épithéliales. Les parois de l'intestin occupent une large place dans cette coupe, et on y remarque quelques grands noyaux entourés de granulations vitellines. On voit sur le côté gauche du corps et dans les parois de la cavité branchiale, un énorme nucléus *n* surmonté d'un autre noyau aussi gros; j'ai souvent vu de ces gros nucléus, et toujours situés à la même place, c'est-à-dire dans cette région où le repli palléal se sépare du reste du corps (fig. 68 et 71).

La figure 69 représente la coupe qui suit immédiatement celle de la figure 68 ; la cavité de l'otocyste gauche est bien nette, tandis que celle du droit n'existe plus et la coupe a seulement intéressé les cellules qui en forment la paroi. Un fait bien intéressant est la prolifération énergique des cellules ectodermiques; sur le côté gauche encore davantage qu'ailleurs, la prolifération est telle que l'ectoderme est constitué par deux couches de cellules; certaines de ces cellules renferment deux noyaux, d'autres abandonnent leur place et s'enfoncent sous la couche épithéliale. On voit ainsi que, en la région dont la coupe est donnée par la figure 69, la prolifération des cellules ectodermiques est plus grande que dans celle de la coupe (fig. 68) ; son énergie diminue peu à peu dans les coupes successives

postérieures, et, peu après, l'ectoderme n'est plus formé que par une seule couche de cellules.

En suivant toujours la même série des coupes transversales successives de la larve de trente-huit heures, on voit, après celles qui renferment les otocystes, la région ventrale du tube digestif proéminer de plus en plus vers le bas du corps, et même, sur la dixième coupe, cette proéminence est telle que le tube digestif s'accole à l'ectoderme et le soulève (fig. 70). Les cellules mésodermiques sont ainsi chassées de la ligne médiane et refoulées sur les deux côtés du corps; je n'ai point observé d'ouverture anale, mais j'ai vu sur la coupe suivante, une atténuation telle des cellules ectodermiques qu'elle va presque jusqu'à la disparition complète.

Je représente par la figure 71 une coupe transversale dans la région des otocystes d'une larve de trente-huit heures, mais un peu plus avancée que les autres; cette coupe diffère de celle de la figure 68 en ce que les otocystes sont plus profonds et complètement séparés de la paroi du corps. Les replis palléaux sont soudés entre eux. La couche ectodermique du pied prolifère énergiquement; ses cellules sont disposées en deux et même trois rangées sur la périphérie entière de cet organe. J'ai observé cet épaississement ectodermique sur douze coupes successives, dont trois seulement renferment des otocystes; comme les otocystes apparaissent sur la quatrième coupe après celles qui ont intéressé le voile, cette prolifération ectodermique existe donc dans la région placée immédiatement en arrière du voile et des otocystes.

Je donne (fig. 72) une coupe longitudinale des larves âgées de quarante-une heures, afin de montrer la disposition des principaux organes; cette coupe est latérale puisqu'elle a intéressé les tubes sincipitaux qui sont latéraux et nullement médians. Le voile, tout-à-fait antérieur, occupe à peu près le tiers de la longueur du corps; il porte encore les trois couronnes vibratiles, seulement les cils de la dernière sont très petits. Entre le voile et le mamelon médian qui porte la houppe vibratile antérieure, sont placés les deux tubes sincipitaux *ts*, bien développés et descendant jusqu'au dessous du voile; leur extrémité postérieure est intercalée entre l'œsophage et l'ectoderme de la région antérieure du pied. L'otocyste *ot* est assez petit; il est entouré en majeure partie par les cellules mésodermiques, sauf cependant sur sa face externe où il touche les cellules ectodermiques du pied. Toute la face dorsale de la larve est occupée par l'intestin; la cavité intestinale *in* possède tout l'aspect d'une fissure entourée par ces cellules spéciales de l'endoderme qui renferment un grand noyau, des gouttelettes graisseuses, et de nombreuses granulations vitellines. Les cellules mésodermiques *m* remplissent tout l'espace interposé entre l'intestin et l'épithélium du pied.

Les coupes transversales des embryons parvenus au stade de quarante-une

heures ressemblent beaucoup à celles déjà décrites des embryons du stade de trente-huit heures ; les seules différences consistent en la fermeture complète de la fente ventrale qui sépare les replis palléaux, du plus grand allongement des tubes céphaliques, et en une certaine disposition des cellules ectodermiques du pied. La figure 73 montre une coupe transversale d'une de ces larves, pratiquée entre l'extrémité postérieure du voile et les otocystes ; on y voit que, contrairement à ce que nous connaissons du stade de trente-huit heures, l'ectoderme du pied n'est épaissi que latéralement, tandis que, sur la ligne médiane, il est formé par une seule couche de cellules et tend à s'incurver en dedans en s'appliquant contre les cellules mésodermiques ; il existe sur les côtés, *n*, trois rangées de cellules ectodermiques. Tout l'intérieur du pied est occupé par les cellules mésodermiques *m*.

La coupe de la figure 74 passe par les deux otocystes, et on y remarque également que l'ectoderme du pied est plus épais sur les côtés ; des cellules ectodermiques, *n*, sont placées au-dessous de la couche épithéliale entre les otocystes et la région pédieuse ventrale. Tandis que, dans les stades précédents, les cellules ectodermiques sont disposées irrégulièrement, de manière à former un épithélium à plusieurs couches (fig. 69, 71), on voit ici une rangée régulière de cellules épithéliales, *ep*, qui constituent l'enveloppe extérieure du pied, et en dedans de cette rangée, des cellules *n* rassemblées en groupes distincts des autres tissus. Ces cellules *n* sont évidemment d'origine ectodermique, car leur aspect est tout-à-fait semblable à celui des cellules de l'ectoderme ; elles ne renferment pas de ces corpuscules vitellins allongés qui remplissent les cellules mésodermiques, ou n'en contiennent que fort peu ; sous ces deux points de vue, les cellules *n* semblent donc provenir de l'ectoderme. Ensuite, il suffit de comparer entre elles les coupes des figures 71 et 74 pour comprendre que de la prolifération cellulaire énergique de la dernière est sorti l'aspect de la première.

Je dessine seulement une coupe longitudinale médiane des larves du stade suivant (quarante-trois à quarante-cinq heures), pour montrer les dispositions de la bouche et du canal intestinal (fig. 75). On y voit distinctement la bouche *o* et la communication directe de l'œsophage *oe* avec l'intestin ; celui-ci, situé dans la région dorsale et postérieure de l'embryon, est plus vaste inférieurement. On remarque constamment, dans la partie postérieure terminale de l'intestin, un soulèvement renfermant un corps opaque *c* qui fait saillie dans la cavité intestinale ; ce corps renferme un nucléus très peu visible, mais dont la présence est cependant indiscutable. Ce corps est donc une cellule, puisqu'il contient un noyau ; seulement, le rôle de cette cellule doit être particulier, si l'on en juge d'après son aspect et sa position constante ; en effet, sur une coupe d'un stade précédent (fig. 70), j'ai vu cette cellule *c*, mais

je n'ai pu alors y distinguer un noyau. On remarque, en arrière du pied, en *a*, un groupe de noyaux et un petit enfoncement de l'ectoderme ; je n'ai pas bien pu déterminer à quelle couche blastodermique appartiennent ces noyaux; mais, dans tous les cas, c'est à la place qu'ils occupent qu'apparaîtra l'anus, et leur présence en grand nombre annonce la prochaine apparition de cet orifice. Une cavité, *q*, très nette, renfermée dans le mésoderme, représente peut-être la cavité générale ou provient d'une scission des couches mésodermiques. Le voile porte toujours les trois couronnes et la houppe vibratiles ; les tubes céphaliques sincipitaux n'existent pas sur cette coupe médiane, sauf cependant l'espace *ts*, occupé par deux noyaux entourés d'une substance granuleuse et placés dans l'intérieur d'un corps nettement circonscrit ; sur les coupes voisines de celle-ci, les tubes sincipitaux ont le même aspect que sur la coupe de la figure 70.

Parmi les stades suivants, je m'arrêterai de préférence au stade de cinquante heures à cause des tubes sincipitaux qui y atteignent leur maximum de développement. La figure 76 représente une coupe longitudinale, latérale et tangentielle, d'une larve âgée de cinquante heures. Les tubes sincipitaux descendent très bas et entourent l'œsophage de leurs extrémités postérieures élargies ; les noyaux des cellules de leurs parois sont disposées, dans la région antérieure des tubes, aussi régulièrement que ceux d'une rangée de cellules épithéliales, mais il n'en est pas de même dans la région postérieure en cul-de-sac ; les noyaux, très nombreux, entourés par une substance hyaline, y sont disposés irrégulièrement en amas. Quelques-uns d'entre eux descendent jusqu'à la hauteur de la paroi œsophagienne postérieure. C'est là le maximum d'étendue que j'aie vu posséder aux tubes sincipitaux ; sur aucun autre stade, ils ne parviennent plus loin et ne descendent au-dessous de l'œsophage pour atteindre les otocystes ; ils s'arrêtent toujours à la hauteur de l'œsophage et leur limite de ce côté est nettement définie ; quant à la cavité de ces tubes, elle devient étroite antérieurement, mais elle reste cependant bien reconnaissable sur toute sa longueur.

Il reste encore à mentionner comme parties importantes de cette coupe les deux otocystes *ot*, les deux replis palléaux, enfin le voile toujours muni de ses trois couronnes vibratiles. On ne voit pas les ganglions pédieux, qui existent cependant sur des coupes plus ventrales sous forme de deux amas latéraux de noyaux entourés par une substance granuleuse. Les coupes plus dorsales que celle de la figure 76 montrent déjà le sac radulaire avec son aspect caractéristique d'un T, la branche horizontale représentant l'œsophage, et la branche verticale le sac de la radula.

Parmi les coupes transversales pratiquées au travers d'embryons de ce stade, les premières, qui passent par le voile en avant de la première couronne vibratile,

ne renferment que des traces des tubes sincipitaux (*ts*, fig. 77). La cavité de ces tubes n'existe que semblable à une petite fente semi-lunaire, et les parois ne contiennent que deux noyaux dans le tube gauche, un seul dans le droit, entourés par une petite quantité de protoplasme granuleux. Si on compare la dimension actuelle des tubes sincipitaux dans cette région tout à fait antérieure à leur dimension dans la même région lorsqu'ils apparaissent (*ts*, fig. 66), on constate que, dans cette partie du voile, ils ont diminué d'importance et s'acheminent vers une disparition qui ne tardera pas à s'effectuer.

Sur des coupes plus postérieures, pratiquées dans la région où existent les couronnes vibratiles, les tubes deviennent plus larges et leurs parois sont formées par une rangée complète de cellules épithéliales. En arrière des couronnes, leur calibre est encore plus considérable (fig. 78, *ts*), et ils occupent presque toute la partie médiane du corps. Plus en arrière encore, dans cette région du corps où les replis palléaux commencent à apparaître, mais où le voile n'a pas encore tout à fait disparu (fig. 79), les parois des tubes sincipitaux sont plus épaisses que dans les coupes antérieures, et leurs cellules renferment beaucoup de granulations. Plus en arrière, le voile n'existe plus (fig. 80), et le manteau est constitué par deux rangées de cellules ; les tubes sincipitaux sont encore représentés, mais leur cavité a disparu, la coupe a intéressé seulement la paroi du cul-de-sac terminal ; cette paroi est représentée par un amas cellulaire dont les noyaux sont placés à la périphérie et le centre occupé par une substance granuleuse. En comparant cette coupe de la figure 80 à celle de la figure 76, on peut connaître la région où cette coupe transversale a été pratiquée ; c'est en ce point où le corps de la larve est entouré par le bord épaissi du manteau, où ne parvient pas la cavité des tubes sincipitaux, que la coupe a passé, en *mt* de la figure 76. Ces considérations ont une certaine valeur, parce qu'on pourrait croire que le corps *ts* de la figure 80 n'a aucun rapport avec les tubes sincipitaux.

En suivant ainsi la série successive des coupes transversales depuis la plus antérieure, on constate que la cavité des tubes sincipitaux est bien nette sur les douze premières coupes, qu'elle disparaît déjà d'un côté sur la treizième, et qu'enfin sur la quatorzième, qui est celle représentée par la figure 80, sur les quinzième, seizième et dix-septième, on voit encore des deux côtés les parois cellulaires, mais on n'en distingue plus la cavité. Cette série de coupes démontre ainsi d'une manière indiscutable que l'amas cellulaire de ces quatre dernières coupes appartient au cul-de-sac postérieur des tubes sincipitaux ; j'insiste sur ce point, parce qu'il est d'une haute importance pour la genèse des organes qui se développent aux dépens de ces tubes.

L'enfoncement *o* représente la bouche, sur la figure 80 ; en suivant la série des coupes qui viennent ensuite, on voit la communication de cet orifice avec la cavité

œsophagienne. La paroi de l'œsophage, qui parvient jusque dans la région dorsale de la larve, est formée de longues cellules cylindriques dont les noyaux sont placés tout près de la périphérie interne, dépourvues de cils vibratiles. Mais, avant d'arriver à l'œsophage, j'ai vu entre les deux amas cellulaires appartenant aux tubes *ts* une petite traînée cellulaire qui les réunissait ; je n'ai pas reproduit cette coupe, parce que je n'ai pu m'assurer si cette traînée appartenait réellement aux tubes sincipitaux ou bien aux cellules sous-jacentes de l'œsophage.

Sur des coupes plus postérieures, on voit apparaître des deux côtés du pied deux groupes cellulaires *n*, qui sont des ganglions pédieux (fig. 81). Ces groupes appliqués contre l'épithélium extérieur, occupent le milieu des lobes du pied ; à part cet adossement à l'ectoderme, ils sont entourés de tous côtés par les cellules mésodermiques. Les coupes plus postérieures encore montrent les otocystes *ot* (fig. 82) éloignés de l'ectoderme et environnés sur les côtés et en bas par les éléments du mésoderme ; en haut, les parois des otocystes sont immédiatement appliquées contre l'intestin.

Ainsi, à ce stade, les ganglions pédieux sont placés en avant des otocystes comme chez les jeunes Dentales, d'après les figures données par M. de Lacaze-Duthiers. Par contre, au moment de l'apparition des otocystes, les épaississements ectodermiques du pied sont situés ou sous eux ou derrière eux ; il s'est donc produit un changement de position, puisque les otocystes sont devenus postérieurs, tandis que les ganglions pédieux devenaient antérieurs.

Je figure une série de coupes longitudinales de larves âgées de soixante-une heures, afin de montrer la disposition des organes qui constituent le corps du jeune Dentale. On voit, sur la figure 83, que le voile est devenu plus petit, plus étroit ; deux couronnes vibratiles sont seules bien développées; la troisième, très réduite, manque fréquemment chez les larves parvenues à ce stade. L'ouverture buccale *o* conduit par l'intermédiaire d'un long œsophage dans une dilatation au fond de laquelle est placé un enfoncement, dirigé vers les otocystes, et dont les parois sont formées par des cellules cylindriques ; comme on le voit sur les coupes de stades plus avancés, cet enfoncement *sr* correspond au sac radulaire des Dentales. Un corps arrondi *gc*, constitué par une masse centrale ponctuée entourée de cellules périphériques, est placé immédiatement sur l'œsophage ; la position de ce corps et sa structure sont tellement bien caractérisées que toutes les personnes auxquelles je l'ai montré m'ont assuré que c'était là le ganglion céphalique ; nous verrons plus tard que cette assertion est exacte de tous points. Au stade et sur la coupe que nous décrivons, ce corps, tout-à-fait compacte, est entouré par une sorte de gaîne propre *e*. Sur les coupes voisines (fig. 84), plus latérales que celle de la figure 83, ce corps renferme une cavité bien nette *ct;* sur les coupes voisines encore

plus latérales, et toujours en suivant une par une leur série, on voit (fig. 85) que cette cavité *ct* est continue avec un tube longitudinal qui se dirige vers l'extrémité antérieure de la larve.

Si on compare la figure 84 aux figures 72, 76, on reconnaît que ce tube continu avec la cavité du ganglion céphalique n'est autre qu'un tube sincipital; mais, pour mieux saisir ces relations, il convient d'étudier les coupes transversales. On voit seulement, sur les premières coupes qui passent par le voile, une cavité médiane qui correspond à l'enfoncement du mamelon porteur de la houppe vibratile, et sur celles pratiquées un peu plus en arrière, le tissu du voile, comme dans la figure 77, sans aucune trace des tubes sincipitaux. Du reste, il ne peut pas en être autrement, et si l'on se reporte à la coupe de la figure 85, où l'on voit que les parois de ces tubes sont accolées sur une certaine longueur et que les cellules et les noyaux de ces parois ne sont pas visibles dans cette région accolée, on conçoit qu'on ne puisse pas les reconnaître sur une coupe transversale. Mais, dans les coupes qui viennent immédiatement après celles-ci, en suivant toujours la série de ces coupes depuis la région antérieure du corps jusqu'à la région postérieure, on trouve les larges tubes sincipitaux (*ts*, fig. 86), dont la cavité centrale est limitée par une paroi formée d'un grand nombre de cellules. Sur une coupe suivante (fig. 87), cette cavité est déplacée vers l'extérieur, la place qu'elle possédait étant occupée par une substance granuleuse. La coupe suivante (fig. 88) montre les tubes sincipitaux réunis l'un à l'autre par une commissure formée d'éléments nerveux médians entourés par des cellules superficielles.

En comparant les unes aux autres toutes les coupes de ce stade, on acquiert la conviction que le corgs *gc* de la figure 83 correspond à la portion médiane, dépourvue de cavité en cette région, des tubes sincipitaux ; du reste, on voit nettement sur la figure 76 que les deux cavités latérales se dirigent vers l'extérieur. Ainsi, toutes les préparations que j'ai faites de ce stade s'accordent pour démontrer que les tubes sincipitaux des larves de Dentales donnent naissance aux ganglions céphaliques. Mais il reste encore une question à résoudre ; il s'agit de savoir si la masse entière de ces tubes est employée à la formation des ganglions, ou si les extrémités postérieures en contact sont seules affectées à cette genèse. Je ne possède pas de préparations suffisamment nettes pour trancher cette difficulté ; cependant, on voit, sur cette larve de soixante-une heures, un tel raccourcissement des tubes sincipitaux et leur concentration en une sorte de boule (fig. 85), qu'il paraît très probable que toutes leurs cellules se rassemblent pour constituer les ganglions céphaliques. Et, en suivant la série des stades successifs, on reconnaît que, chez les larves de quatre jours, la forme de ces tubes a entièrement changé.

Chez ces larves de quatre-vingt-seize heures ou de quatre jours (fig. 90), les tubes sincipitaux ne communiquent plus avec l'extérieur; ils ont l'aspect de deux

corps cellulaires renfermant une petite cavité latérale fermée. Les coupes transversales ne montrent pas trace d'un canal quelconque, et c'est seulement assez profondément que l'on retrouve leur petite cavité interne. La figure 91 reproduit une coupe transversale assez profonde qui passe par le bord du manteau *mt* et les tubes sincipitaux *ts*; ces derniers ont une tranche uniforme et leur petite cavité n'existe que dans leur région ventrale, la partie dorsale étant compacte. Sur une des coupes suivantes (fig. 92), le ganglion cérébral est presque entièrement constitué avec ses deux couches, l'une fibrillaire et l'autre cellulaire; et on voit fort bien, en suivant la série des coupes successives, que les tubes *ts* de la figure 91 passent peu à peu, en se réunissant et se joignant l'un à l'autre sur la ligne médiane, au ganglion cérébral *gc* de la figure 92. On reconnaît en outre, sur cette coupe, l'œsophage *oe* et le pied *p*.

J'ai seulement insisté, dans les descriptions que je viens de donner des deux derniers stades, sur les transformations des tubes sincipitaux; j'ai encore quelques renseignements à fournir sur les ganglions pédieux. On voit, sur les figures 83 et 84, les otocystes *ot* intercalés entre le sac radulaire *sr* et les ganglions pédieux *gp*; la figure 89 montre une coupe de ces derniers. Ils ne sont plus précisément situés au même point que dans le stade précédent (fig. 81), ils sont ici entièrement entourés par le mésoderme; seulement leurs caractères principaux n'ont pas changé, c'est-à-dire qu'ils sont toujours séparés de l'ectoderme par une couche mésodermique et que leurs cellules sont disposées de la même manière. Mais les coupes transversales des larves de quatre-vingt-seize heures montrent que la structure des ganglions pédieux a subi quelques modifications depuis le stade de la figure 81; les otocystes *ot* (fig. 93) sont immédiatement appliqués contre le sac radulaire, et c'est derrière eux que sont placés les ganglions pédieux *gp*. La figure 94 représente la partie médiane de ces ganglions sur une coupe transversale plus rapprochée de la tête que celle de la figure 93; leur structure est déjà assez voisine de son état définitif, en ce sens que la partie centrale, nettement fibrillaire, est entourée par une couche cellulaire superficielle. Afin de pouvoir montrer ces ganglions sous un fort grossissement, je n'ai pas représenté les autres portions de la coupe qui correspondent du reste à ce que nous connaissons déjà.

Je termine, avec la description de cette coupe, la description du développement du Dentale. Il serait intéressant de suivre encore plus loin l'évolution des organes, mais les larves plus âgées se conservent difficilement, et je n'avais pas assez d'œufs à ma disposition pour me permettre d'en garder en vue de l'étude des stades plus avancés. Je possède cependant en préparation quelques larves de dix jours traitées par l'acide osmique; mais si cette méthode est bonne pour conserver la coquille, elle ne l'est pas pour fixer les autres tissus des jeunes Dentales.

# SECONDE PARTIE

## CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Si l'on compare, d'après les résultats que j'ai obtenus, le développement du Dentale à celui des autres Mollusques, on voit que le Dentale a beaucoup d'affinités avec les Lamellibranches. Et, tout d'abord, la segmentation des œufs ressemble tout-à-fait à celle des œufs d'*Unio*, telle qu'elle a été décrite pour la première fois par Rabl, *loc. cit.*, et à celles des œufs de *Teredo*, d'après Hatscheck, *loc. cit.;* les petites différences que l'on constate dans la marche de la segmentation ont peu de valeur; il est à mentionner cependant que, dès le stade à huit sphères, les œufs de Dentales et d'Unios (d'après Rabl) renferment une cavité segmentaire, tandis que pour Hastcheck il n'en serait pas ainsi chez les Tarets. Il existe, dans les œufs en voie de division des *Dentalium*, *Unio* et *Teredo*, une grosse cellule qui se segmente plus lentement que les autres ; seulement cette segmentation est plus précoce chez le *Dentale* que chez l'*Unio ;* chez les *Teredo*, cette sphère ne se divise que bien tard. La grosse cellule produit sans doute quelques générations de petites cellules en abandonnant des parties de sa substance, mais il arrive toujours un moment où elle se segmente en deux parties égales qui semblent alors représenter l'endoderme à elles seules. Cela est bien clair chez les *Teredo*, puisque les deux cellules dont nous parlons sont environnées, avant leur division ultérieure, par des cellules ectodermiques plus petites et pénètrent ainsi immédiatement dans l'intérieur de l'embryon. Il est plus difficile de suivre cette évolution sur les œufs de Dentales, parce qu'il se produit une vraie blastula formée de cellules de structures diverses et de différentes grosseurs ; je crois que les plus grandes cellules inférieures de la blastula (fig. 16-20) proviennent de la grande sphère inférieure primitive.

Je n'ai pas réussi à distinguer sur la blastula *la* ou *les* cellules mésodermiques de Rabl et Hatscheck. Les coupes que j'ai faites ne m'ont pas démontré l'existence

d'éléments mésodermiques, et j'ai pu poursuivre toujours jusqu'aux cellules périphériques ces tronçons d'éléments, renfermés dans la cavité segmentaire, et rencontrés par certaines de mes coupes; la présence de cellules dans la cavité segmentaire, représentées sur la figure 20, me semble un fait anormal. L'invagination d'une moitié de la blastula pour former la gastrula est tout-à-fait nette et c'est alors qu'apparaissent les éléments du mésoderme. A ce point de vue, le développement du Dentale ressemble plus à celui de l'Unio (1) qu'à celui du Taret, ce qui est en rapport avec l'existence d'une cavité segmentaire dans les larves des deux premiers. Les plus jeunes gastrula que j'ai coupées possédaient déjà leur mésoderme des deux côtés de la ligne médiane longitudinale, fait qui rappelle les gastrula de Planorbes (2) dont les premières cellules mésodermiques sont disposées de la même façon.

Quant à l'invagination même, elle diffère de celle indiquée par Rabl et Hatscheck chez les larves qu'ils ont étudiées, et ressemble beaucoup à celle des larves de Chitons. Le blastopore, très large d'abord, occupe près du tiers de la surface ventrale; il se déplace ensuite, et c'est alors qu'apparaissent les cellules du manteau; grâce à la propriété qu'ont ces dernières de se colorer par le carmin différemment des autres cellules de l'ectoderme, on peut les reconnaître avant qu'elles aient subi un déplacement quelconque. Ainsi, tandis que la glande conchylienne n'apparaît chez les *Teredo* que lorsque l'œsophage est complètement développé, on la reconnaît déjà sur les plus jeunes gastrula de Dentales, et peut-être existe-t-elle sur des embryons encore moins avancés, si les conditions dans lesquelles on est obligé de les observer n'empêchaient de l'apercevoir. Cependant, cette présence de cellules palléales sur des embryons aussi jeunes montre une fois de plus la justesse de cette opinion dernièrement émise, que, dès les premiers stades de la segmentation, il se produit parmi les premières sphères formées des différenciations suivant les organes qui doivent en provenir. Cela a été bien démontré par Blochmann (3) qui, dans son excellente étude sur la Néritine, a suivi les cellules du voile jusqu'à des stades peu avancés de la segmentation; si l'on peut ainsi reconnaître sur un œuf en voie de division les cellules qui doivent former le voile, il est très probable que l'on sera bientôt en état d'y reconnaître les sphères qui doivent produire le manteau.

---

(1) Les figures données par Rabl paraissent malheureusement être trop schématiques, et même l'invagination qu'il représente sur les figures 28 et 29 me semble plutôt être la formation du manteau que celle de l'endoderme.

(2) C. Rabl. — *Entwick. der Fellerschnecke.* Morph. Jahrb., Bd. V, pl. II.

(3) F. Blochmann. — Ueb. d. Entw. der *Neritina fluviatilis* Müll. Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 36, pl. VII, fig. 45 $a^2$ $c^2$, fig. 51 *vz.*

M. de Lacaze-Duthiers a décrit le premier la larve du Dentale munie de ses couronnes vibratiles; il compte d'abord six de ces couronnes (fig. 2, pl. VII), puis il en reconnaît quatre comme plus constantes (fig. 3, pl. VII). Il dit à leur propos que « la figure de l'embryon du Dentale est alors semblable à celle des Annélides, elle présente un sillonnement transversal qui donne beaucoup d'analogie avec la forme de l'animal annelé ». Cette observation est juste si l'on s'en tient seulement à l'aspect extérieur; mais si l'on compare une coupe longitudinale d'une larve d'Annelé avec une coupe correspondante d'un embryon de Dentale (fig. 83 du présent mémoire), on saisira aisément l'énorme différence qui les sépare. Tandis que chez la larve d'Annelé, la segmentation superficielle est produite par une segmentation correspondante du corps entier, du mésoderme et de l'endoderme, le sillonnement transversal des larves de Dentales ne va pas au-delà des cellules ectodermiques : c'est seulement un aspect particulier de ces derniers éléments. Les cellules munies de cils vibratiles sont très grandes, disposées en rangées régulières, et comme les cils sont placés sur une des extrémités de leur surface externe, ils déterminent par leur présence la formation de sillons qui séparent une rangée de cellules de l'autre rangée. Peut-on voir dans cette disposition des cils vibratiles un indice d'une ressemblance morphologique entre les larves des Dentales et celles des Annelés? Je crois que la réponse doit être négative, puisque ce sillonnement est déterminé par la structure spéciale et la grandeur des cellules du voile. Ces cellules portent chez tous les Mollusques des cils très forts et sont par cela même très grandes ; lorsque des cellules épithéliales sont grandes, elles sont toujours bosselées extérieurement, convexes en dehors, c'est-à-dire que le milieu de leur surface externe s'élève au-dessus du reste de cette surface. Et, si de grandes cellules sont placées côte à côte, leurs saillies et leurs enfoncements se correspondent de manière à produire des bourrelets et des sillons annulaires continus, puisque les cils, par une cause toute mécanique, doivent être placés sur un seul rang afin de faciliter les mouvements et de les équilibrer.

Ainsi, le sillonnement transversal des larves de Dentales ne possède qu'une ressemblance d'aspect extérieur avec celui des larves d'Annelés. Mais, d'un autre côté, comme toutes les cellules du tronc de la larve portent des cils vibratiles, on peut bien dire que l'extérieur de la larve est vibratile; les cils ne sont pas disposés en un duvet qui recouvrirait la surface entière des cellules, mais ils sont placés seulement sur le bord postérieur des cellules qui se rangent elles-mêmes en séries régulières. Ce sont des causes purement mécaniques qui amènent cette disposition ; lorsque les cils deviennent un organe actif de locomotion, on retrouve toujours cet arrangement en bandes distinctes et continues. Ainsi, chez les Ctenophores, les cils vibratiles se soudent pour former des plaques motrices; il en est de même chez les Chitons et les larves d'Annélides dont les cils se réunissent en bandes disposées

régulièrement. Ainsi, cet arrangement des cils vibratiles en couronnes autour du tronc de la larve est amené par des causes mécaniques, et réellement, comme l'a déjà fait observer M. de Lacaze-Duthiers, les cils, au moment où ils apparaissent, sont placés sur les parties saillantes des cellules; ce sont « des bourrelets circulaires, perpendiculaires au grand axe » qui portent les couronnes vibratiles. Plus tard seulement, les cils descendent dans les sillons, où ils ont plus de point d'appui que sur les bourrelets; les conditions mécaniques les forcent à descendre dans les endroits où ils sont mieux implantés. Toutes ces considérations exposées, on voit que cette position des cils vibratiles dans des sillons qui séparent des rangées de cellules, est nécessitée par des conditions mécaniques immédiates et ne possède ainsi aucune valeur morphologique bien grande.

On peut donc conclure de cet exposé et choisir comme point de départ ce fait que toutes les cellules du tronc de la larve sont couvertes de cils vibratiles, et cela a pour nous une grande valeur morphologique. C'est pendant les vingt-quatre, vingt-huit premières heures du développement que le tronc de la larve atteint son plus grand développement, et les figures 46, 49, 50, 52, montrent qu'à ce moment toutes les cellules de cette région, qui est alors la plus importante et constitue presque à elle seule le corps proprement dit, possèdent des cils vibratiles. Mais ensuite, dans le cours de l'évolution ultérieure, ces cellules et celles qui portent la houppe vibratile antérieure s'amoindrissent, et cela dès le stade de trente heures ; elles sont repoussées toujours en avant (fig. 53, 54, 59 et suivantes) et la place qu'elles occupent devient de plus en plus petite. On voit, sur la figure 60, et plus nettement encore sur les figures 72, 75, que les cellules à cils vibratiles sont concentrées dans la région antérieure du corps, et forment le voile de la larve, à ce stade. Ainsi, en résumé, toutes les cellules qui constituent d'abord le tronc de la larve se concentrent ensuite en avant pour y produire le voile. Le voile, le *disque moteur*, comme le nomme M. de Lacaze-Duthiers, est ainsi formé par les cellules ectodermiques du tronc de la larve représentée par la figure 52, et ce fait possède une grande valeur morphologique.

Le voile, cet organe embryonnaire de la plupart des Mollusques, est seulement représenté par quelques cellules chez plusieurs Gastéropodes, et disparaît même en entier chez les groupes les plus supérieurs, tels que les Céphalopodes, tandis que chez les plus inférieurs il forme à lui seul tout le tronc de l'embryon. On pourrait même supposer, en poussant les choses plus loin au point de vue des théories phylogénétiques, que les ancêtres des Dentales étaient des formes dont le tronc entier était recouvert de cils vibratiles.

Les observations sur le développement du voile des Lamellibranches sont jusqu'ici peu nombreuses. Hatscheck est, à ma connaissance, le seul qui ait fourni quelques détails, bien qu'un peu trop superficiels ; il décrit pourtant d'une manière

précise les premiers stades de la formation du voile. Lorsque l'œsophage est formé, apparaissent en avant de lui et entourant la région sincipitale de la larve, deux couronnes de petits cils portées chacune par une rangée de cellules ectodermiques ; mais, outre ces cils, l'embryon presque entier est recouvert par d'autres, de telle sorte qu'il devient impossible de reconnaître parmi eux les deux couronnes primitives ; plus tard seulement, elles reprennent la prépondérance. Il existe donc ici un stade pendant lequel l'embryon est cilié, mais ce stade ne vient qu'après celui pendant lequel ont apparu les deux couronnes vibratiles. Cependant, les dessins donnés à ce sujet par Hatscheck ne me semblent pas très concluants ; cet auteur figure en effet la tête de la larve, c'est-à-dire cette région antérieure entourée par le voile, comme étant ciliée ; mais il en est ainsi chez beaucoup de Mollusques, les Chitons par exemple, les Dentales, et certains autres. Il en est de même pour le pied qui est fréquemment cilié. Cependant Hatscheck écrit expressément dans son texte que toute la surface de l'embryon (die *ganze* Oberfläche des Embryo) est recouverte de cils, sauf cependant le point où apparaît la glande préconchylienne ; il serait bon cependant de vérifier le fait à nouveau. Je n'ai pas observé, chez les larves de Dentales, une couronne vibratile sous-orale comme celle des larves de *Teredo*.

L'intestin médian du Dentale est produit par invagination ; il y a donc là une gastrula régulière. Le blastopore est très large, allongé ; d'abord postérieur et terminal, il est refoulé peu à peu, comme chez les Chitons, par suite de l'accroissement de la face dorsale, sur la région ventrale de la larve. Le refoulement ectodermique qui doit former l'œsophage s'effectue au point même où s'est produit le blastopore. Le déplacement subi par le blastopore est si lent que l'on passe sans interruption du stade de la figure 28 à ceux des figures 37 et 47, dont l'œsophage est bien distinct. Jamais je n'ai constaté d'absence du blastopore, et je suis partisan de cette opinion qui veut qu'il soit toujours ouvert, tout en étant repoussé en haut et en arrière ; il en est du reste de même, d'après mes recherches, chez les larves de Chitons. Je n'ai remarqué en aucun cas, pas plus chez les Dentales que chez les Chitons, une formation de l'œsophage semblable à celle décrite par Hatscheck chez les *Teredo ;* du reste, les dessins donnés par cet auteur me semblent trop schématiques. J'ai vu la communication directe de l'œsophage avec l'intestin sur les larves âgées de quatorze, dix-sept, vingt-deux, trente-sept, quarante-sept heures, et je crois qu'elle existe aussi chez les embryons dont l'âge est placé entre les vingt-deuxième et trente-septième heures, bien que je ne l'aie pas constaté sur les coupes des figures 47 et 50. Quant à l'intestin postérieur ou tube anal, je crois que, à part l'ouverture anale même, il est formé en entier aux dépens de l'endoderme ;

du moins, il existe, sur la coupe de la figure 70, un tel rapprochement de l'ectoderme et de l'endoderme que l'on peut admettre que l'anus sera percé en ce point. Il est percé bien tard, d'après M. de Lacaze-Duthiers, lorsque l'appareil digestif est bien reconnaissable ; je ne l'ai jamais vu sur mes larves.

Parmi les organes internes, il me faut comparer ce que j'ai vu sur le développement du système nerveux des Dentales avec ce qui a été signalé chez les autres Mollusques; mes résultats concordent avec ceux donnés par les auteurs qui se sont dernièrement occupés de cette question, et ont étudié le développement des *Teredo* et des *Planorbes*. En ce qui concerne le *Teredo*, le seul Lamellibranche sur lequel la genèse du système nerveux ait été étudiée, les deux ganglions principaux — cérébraux et pédieux — naissent séparément les uns des autres, et se mettent plus tard en communication. Les ganglions cérébraux des *Teredo* apparaissent immédiatement au-dessus de la houppe vibratile, comme une plaque sincipitale constituée, sur une coupe frontale, par deux épaississements ectodermiques qui s'enfoncent très profondément dans la cavité du corps; ces épaississements sont des bourrelets compactes ne renfermant pas de cavité dans leur intérieur. Or, j'ai montré que, chez les larves de Dentales, la plaque sincipitale, ou, pour mieux dire, les deux moitiés de la plaque sincipitale — à droite et à gauche de la houppe vibratile — des *Teredo* est représentée, dans le même point, par deux tubes sincipitaux qui produisent les ganglions cérébraux. La seule différence consiste dans ce fait que les formations sincipitales sont compactes chez les *Teredo*, et renferment une cavité chez les Dentales. Je sais bien que ce n'est pas là une grande différence; mais, si l'on compare les dessins de Hatscheck à notre figure 65, on est tenté de croire que la ressemblance est encore plus grande; il serait, en effet, intéressant de revoir à nouveau les plaques sincipitales des *Teredo* ou autres Lamellibranches, afin de bien se rendre compte s'il n'y aurait pas une cavité. Cependant, la présence d'une cavité, chez les Dentales, peut être expliquée par les relations de la plaque sincipitale avec les organes voisins ; tandis que, chez les *Teredo* et autres Lamellibranches, le voile ou disque moteur reste longtemps très large et très grand, que la plaque sincipitale et la houppe vibratile antérieure ne sont jamais resserrées ni déformées par les organes environnants, ce même voile monte, pour ainsi dire, chez les Dentales, depuis le le tronc de la larve jusque autour de la houppe vibratile et force ainsi toutes les parties qui étaient déjà situées autour de cette houppe à occuper moins de place. Or, comme les moitiés droite et gauche de la plaque sincipitale occupent une surface assez grande, elles sont obligées de se replier sur elles-mêmes et de pénétrer dans l'intérieur du corps. C'est peut-être là une des causes qui déterminent l'enfoncement de cette plaque et la formation d'une cavité, au lieu d'un simple

épaississement ectodermique et de la production des cellules nerveuses par cet épaississement. M. le docteur R. Horst (1), dans un article récemment publié sur le développement de l'Huître, a mentionné, comme existant au milieu du voile, un épaississement ectodermique composé de plusieurs couches de cellules; cet épaississement est divisé en deux moitiés par un sillon interne.

Quant aux autres Mollusques, les Céphalophores, la production des ganglions sous-œsophagiens par l'ectoderme est acceptée de tous les zoologistes; il reste encore à préciser les détails. Dans la plupart des cas, le ganglion est formé par une simple division des cellules ectodermiques. Dernièrement, M. Haddon (2) a décrit cette genèse chez le *Purpura lapillus;* au point où le ganglion doit prendre naissance, apparaît un petit enfoncement qui ne se prolonge pas cependant dans le centre nerveux. Pourtant, une véritable invagination, semblable à celle de la plaque sincipitale des Dentales, a été observée par Herman Fol (3) chez les Ptéropodes, notamment la *Cavolinia tridentata;* d'après cet auteur, une excavation à peu près arrondie se forme dès l'abord, et s'enfonce peu à peu en deux points opposés, un de chaque côté. Les bords de l'excavation surplombent les espaces qui s'invaginent, et comme l'invagination progresse toujours, ces bords se rapprochent et se rabattent, de sorte que l'ensemble a tout l'aspect d'un 8 de chiffre. Les quatre extrémités des rebords se rencontrent donc vers le milieu de la région céphalique et entourent de chaque côté une ouverture qui conduit dans une cavité arrondie. Ensuite, les parois des deux invaginations se resserrent et se rapprochent, de telle sorte que l'ouverture disparaît peu à peu; les deux masses ganglionnaires, car elles ont alors l'aspect de ganglions, vont à la rencontre l'une de l'autre et se soudent à leur point de contact.

Cette formation des ganglions céphaliques est ainsi semblable chez les Ptéropodes et les Dentales; il se produit dans les deux cas, une véritable invagination ectodermique qui est le point de départ de la genèse des centres nerveux. Même il existe chez les Dentales quelque chose qui rappelle l'excavation circulaire des *Cavolinia*, c'est-à-dire cette excavation entourée par les cellules du voile; seulement, la houppe vibratile, portée par un groupe de cellules sincipitales, s'élance du milieu de l'invagination chez les premiers, et elle n'a pas été mentionnée par Fol comme existant chez les secondes.

Et, pour terminer l'étude de cette question, c'est-à-dire de la provenance des ganglions sus-œsophagiens des Mollusques, je crois que l'on peut admettre que

---

(1) R. Horst. — *On the Development of the European Oyster (Ostrea edulis).* Quart. Journ. of Mic. Sc., 1882, p. 345-346.

(2) Haddon. — *Notes on the development of Mollusca.* Quart. Journ. of Mic. Sc., 1882, p. 367.

(3). H. Fol. — *Sur le développement des Ptéropodes.* Paris, 1875, p. 152, pl. III, fig. 30-33.

chez tous les Mollusques (sauf les Céphalopodes, qui n'ont pas encore été étudiés à ce point de vue), ces ganglions, d'origine ectodermique, sont formés, dans un cas par invagination, dans l'autre par épaississement, de l'ectoderme.

Les observations ne sont pas encore aussi précises sur la genèse des ganglions pédieux; chez le Dentale, une prolifération des cellules ectodermiques du pied précède cette formation et ensuite ces cellules, toujours bien distinctes par leur aspect des éléments mésodermiques, se groupent en deux masses ganglionnaires qui se souderont plus tard. Les otocystes naissent toujours avant les ganglions pédieux. M. de Lacaze-Duthiers a reconnu la précoce apparition de ces ganglions; tandis que pour lui les centres céphaliques ne commencent à se montrer que vers le quinzième jour, on distingue les centres pédieux dès le stade de quarante-huit heures; cet auteur ne donne aucune indication sur les détails de cette formation. Quant aux autres Lamellibranches, Hatscheck et Horst ont bien fait quelques observations sur ce sujet, mais ces observations sont trop superficielles; Hatscheck (*loc. cit.*, p. 19) n'a étudié sans doute qu'un stade bien avancé, dont on ne peut tirer aucune conclusion sur les premiers processus de la formation du ganglion. Tout ce qu'il a vu est contenu dans les phrases suivantes : « Die mächtige Ecto- « dermverdickung, welche die Anlage der ventralen Ganglienmass bildet, beginnt « sich seitlich schon von der oberflächlichen Schichten des Ectoderm abzugrenzen. « Eine scharfe Contour, welche in der Mittellinie der Ganglionanlage verlaüft « und die Anordnung der an diese Linie grenzenden Zellen, giebt ein Bild « welches vermuthen lässt, dass eine Einstülpung bei der Bildung der Gan- « glionanlage sich betheiligt habe. » Comme dessin, cet auteur donne seulement la figure 32, sur laquelle il fonde tous ses raisonnements.

Il est clair, d'après ce que je viens de citer du mémoire de Hatscheck, que l'auteur n'a pas eu l'occasion de faire des observations tant soit peu concluantes sur la genèse du ganglion; cette supposition, qu'il se produit dans l'ectoderme un enfoncement comme le sillon dorsal des Vertébrés, ne repose sur aucune base et, pour la soutenir, il faudrait des observations bien plus suivies. En outre, le dessin donné par Hatscheck laisse cette impression que le mésoderme et l'ectoderme y sont confondus à tort; le pied, organe essentiellement musculaire, renferme toujours beaucoup d'éléments mésodermiques et Hatscheck ne les représente pas, persuadé que toutes ces cellules qui remplissent le pied sont ectodermiques, ce qui me paraît peu probable.

Les otocystes apparaissent toujours avant les ganglions pédieux, c'est là une règle générale; seulement, la manière dont ils naissent n'a pas été étudiée par Hatscheck. Horst (*loc. cit.*, p. 346) constate seulement la présence d'un épaississement de l'*épiblast*, notre ectoderme, dans la région du pied, et croit (*probably*) que c'est là le rudiment des ganglions pédieux. Ainsi, les deux travaux

les plus récents sur le développement des Lamellibranches ne contiennent sur la genèse des ganglions que fort peu de détails ou des observations insignifiantes; et il est nécessaire de reprendre à nouveau cette étude, pour élucider une question d'une aussi grande importance morphologique.

En ce qui concerne les Céphalophores, la provenance des ganglions pédieux est moins connue que celle des centres céphaliques. Ainsi Rabl, qui le premier a fourni des renseignements précis sur la formation de ces centres chez les Planorbes, ne dit rien des pédieux. H. Fol admet même que les ganglions pédieux dérivent du mésoderme, et voici ce qu'il dit à ce sujet dans son étude sur les Ptéropodes (p. 153) : « On distingue, au-dessous des otocystes, du côté ventral « de l'œsophage, une masse ganglionnaire transversale — le ganglion sous- « œsophagien. — D'où provient ce dernier ganglion? Je n'ai pas encore réussi « à trouver son origine chez les Ptéropodes. A en juger par analogie avec « d'autres Mollusques, il devrait se former aux dépens du *mésoderme* du pied. Sa « forme et sa position excluent l'idée qu'il puisse provenir d'une différenciation « de la masse nerveuse céphalique. » Mais dans un mémoire plus récent (1), Fol s'exprime ainsi sur la formation des ganglions pédieux chez les Gastéropodes pulmonés : « Ces ganglions se montrent séparés l'un de l'autre, vers les parties « latérales du pied, immédiatement en avant du sac de la radula. Ils ne se relient « entre eux et avec les ganglions sus-œsophagiens que longtemps après leur for- « mation. De plus, ils apparaissent comme condensations dans un mésoderme déjà « formé, et se trouvent plus près du pharynx que de l'ectoderme au moment où « l'on commence à peine à les discerner. Pour ces ganglions, on peut bien « dire qu'ils prennent origine du mésoderme, sans préjuger la question encore « pendante de savoir de quel feuillet primordial dérive la portion du mésoderme « qui les constitue. »

Ainsi, les recherches de Rabl et de Fol n'élucident pas cette question, mais il importe cependant de remarquer que tout ce que dit Fol des Pulmonés peut être rapporté aux Dentales, lors des stades avancés de la genèse des ganglions pédieux. En effet, ces ganglions « se montrent séparés l'un de l'autre » sur ces stades avancés, lorsqu'ils viennent de se scinder de l'ectoderme; ils « apparaissent comme une condensation dans le mésoderme, et se trouvent plus près du pharynx que de l'ectoderme ». Cette description correspond tout-à-fait à mes figures 81 et 89, représentant des stades avancés du développement; en d'autres termes, Fol a considéré ces stades comme étant des stades primitifs, et il les a décrits d'une manière très précise.

---

(1) Fol. *Développement des Gastéropodes pulmonés*, p. 169.

Seul, M. Haddon, dans son mémoire déjà cité (p. 369-370, fig. 15), s'exprime d'une façon positive sur l'origine ectodermique des ganglions pédieux; il représente même une figure où l'on voit un ganglion, placé au-dessous des otocystes, pas encore complètement séparé de l'ectoderme. Malheureusement, il traite cette importante question en deux mots et ne donne qu'une figure, de telle sorte que l'on ne sait rien des stades précédents ni des stades suivants, et cependant il serait nécessaire de les connaître. Mais, à part cela, le professeur Haddon, seul, a décrit chez les Céphalophores une genèse des ganglions pédieux, formés aux dépens de l'ectoderme, semblable à celle que j'ai observée chez les Dentales. Enfin, j'ai dernièrement publié mes recherches sur le développement des nerfs et des ganglions pédieux des Chitons, et j'ai montré que leur origine ectodermique est si nette qu'après leur formation, les troncs séjournent un certain temps dans l'ectoderme, puis, après s'être séparés de ce dernier, s'intercalent entre lui et le mésoderme avant de pénétrer plus profondément dans les tissus mésodermiques.

En comparant tous les résultats que j'ai donnés ci-dessus, on en arrive à cette conclusion que les ganglions pédieux, tout aussi bien que les ganglions céphaliques, proviennent directement de l'ectoderme. D'un autre côté, un deuxième fait me paraît certain, que les centres nerveux sus-œsophagiens et sous-œsophagiens naissent séparément les uns des autres et ne se réunissent que plus tard. Tous les auteurs qui ont écrit dans ces dix dernières années sont unanimes à adopter ce fait, et Bobretzky (1) l'a soutenu dans sa consciencieuse étude sur les Mollusques; on peut donc considérer cette question comme résolue. Cette relation n'est pas aussi nette chez les Chitons, puisque leurs ganglions pédieux sont représentés par des troncs nerveux allongés entourés de cellules ganglionnaires; j'ai suivi ces troncs sur toute leur étendue, le long de l'ectoderme, et j'ai pensé au premier abord que leur région céphalique était séparée de leur région pédieuse. Et il doit véritablement en être ainsi, puisque les cellules du voile, si bien développées chez les Chitons, pénètrent jusqu'au mésoderme, et forment ainsi une ligne transversale ectodermique qui sépare l'ectoderme céphalique de l'ectoderme situé en arrière du voile. Mais j'ai cru trouver dernièrement, au-dessous des cellules du voile, de petites cellules qui m'ont paru provenir de l'ectoderme environnant et qui réunissaient ainsi les deux parties des troncs nerveux; malheureusement, je n'ai pas bien étudié cette question, et il faudrait revoir sur des coupes longitudinales si les troncs nerveux, lorsqu'ils sont renfermés dans l'ectoderme, passent au-dessous du voile; je tâcherai de réparer cette omission le plus tôt possible.

---

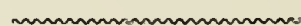
(1) Bobretzky. *Studien üb. die Embryonale Entw. der Gastropoden. Archiv. für Mik. Anat.*, Bd. 13, p. 141.

Mon mémoire sur le développement du Dentale était déjà terminé lorsque j'ai reçu le travail de M. le docteur P.-B. Sarasin sur le développement de la *Bithynia tentaculata* (1). Je ne suivrai pas cet auteur dans ses données sur les feuillets embryonnaires et les rôles qu'ils jouent dans la formation des organes; je veux mentionner seulement les résultats auxquels il est arrivé sur la genèse du système nerveux. M. Sarasin donne à ce sujet des détails très précis; pour lui, les ganglions proviennent de l'ectoderme, mais ce feuillet produit aussi en même temps des éléments mésodermiques. Pour cet auteur, les ganglions pédieux seraient formés par un épaississement de l'ectoderme du pied, et les cellules les plus profondes de cet épaississement, — *die aüssersten Zellen dieser Wucherung werden zu embryonalen Muskeln oder Bindgewebszellen*, — donneraient des cellules musculaires embryonnaires, tandis que les supérieures produiraient les ganglions pédieux. Il naîtrait d'un même foyer et d'un même feuillet des muscles, du tissu conjonctif et des ganglions nerveux, et il en serait pour les centres sus-œsophagiens comme pour les pédieux. Ainsi, pour M. Sarasin, les premières cellules de l'épaississement ectodermique formeraient du mésoderme et les dernières le système nerveux. En outre, la genèse du système nerveux est traitée dans ce travail d'une manière très complète, et, du reste, le mémoire entier doit être regardé comme la seule étude contenant le développement entier de tout le système nerveux chez un Mollusque.

Je dois, avant de terminer mon mémoire, élucider un dernier point. M. de Lacaze-Duthiers achève ainsi l'exposé de ses recherches sur le développement du Dentale : « Au moment où disparaît le disque moteur, on voit sur les bords du « manteau se présenter l'apparence de ce qu'on nomme en histologie des *cel-* « *lules*. Or, quand l'embryon débute dans son développement, quand on a passé « la période de la forme framboisée de l'œuf, on ne trouve plus une seule « cellule; c'est à peine si au milieu des tissus on aperçoit de loin en loin quel- « ques corpuscules, qu'on nommerait mieux granulations. Enfin, les cellules et « les noyaux reparaissent, puis ils disparaissent de nouveau pour ne plus exister « que sur quelques parties où on les retrouvera chez l'adulte. » Il y a vingt-cinq ans, alors que la théorie cellulaire commençait à peine à se faire jour et à s'affirmer, que d'un autre côté la technique histologique, si perfectionnée à notre époque, était encore inconnue, on ne pouvait pas se rendre

(1) P.-B. Sarasin. *Entwick. Geschichte der « Bithynia tentaculata »*. *Arb. aus dem Zool. Inst. zu Würzburg*, Bd. VI, 1882.

compte de la structure intime des tissus par les procédés que l'on employait alors en zoologie. Si j'ai mentionné cette opinion, c'est afin que les naturalistes ne puissent se baser sur elle pour croire que les cellules sont plus difficiles à voir sur les larves de Dentales que sur d'autres animaux. Les dessins des huit planches annexées à mon mémoire reproduisent fidèlement les préparations que j'ai obtenues.



# EXPLICATION DES PLANCHES.

## PLANCHE I.

FIG. 1. Ovule segmenté en deux sphères égales. Grossissement 170.

FIG. 2. Ovule segmenté en deux sphères inégales. Gross. 170.

FIG. 3. La grande sphère de segmentation *a* s'est subdivisée en deux balles *a* et *a'*. Gross. 170.

FIG. 4. La sphère *b* s'est subdivisée de son côté de manière à réaliser un stade de quatre sphères de segmentation, dont l'une *a* est la plus grande, *a'*, *b'*, *b*, demeurant les plus petites sphères. Gross. 170.

FIG. 5. Stade montrant la grande cellule *a* et quatre autres cellules plus petites. Gross. 170.

FIG. 6. Stade à sept cellules, avec la grande cellule *a* et six autres sphères plus petites. Gross. 200.

FIG. 7. Stade de huit cellules, dont une grande *(a)* et sept petites. On voit en *cs*, entre ces cellules, la cavité de segmentation reconnaissable encore dans les figures suivantes, notamment sur les figures 8, 10, 11, etc. Gross. 200.

FIG. 7'. Le même stade vu par la face supérieure. Il existe trois cellules supérieures, et quatre autres sphères s'appliquant sur la grande cellule *a* de la figure 7 et des figures précédentes. Gross. 200.

FIG. 8. Stade montrant une grande cellule *a* et dix (?) petites cellules; *cs*, cavité de segmentation. Gross. 165.

FIG. 9. Deux grandes cellules inférieures *a* et α, et quatorze plus petites. Gross. 165.

FIG. 10. Le même stade vu de profil, sur le côté de l'une des deux cellules inférieures. La cavité de segmentation est indiquée par une ligne pointillée. Gross. 165.

FIG. 11. Stade montrant vingt petites cellules et deux grandes *a* et α. On voit en *cs* la cavité de segmentation. Gross. 165.

FIG. 12. Le même stade vu de profil.

FIG. 12'. Le même stade vu d'en haut.

FIG. 13. Stade avec grandes cellules basilaires $\alpha'$ et $\alpha''$.

FIG. 14. Même stade vu de profil et montrant trois grandes cellules. Gross. 165.

FIG. 15. Le même stade vu par la face inférieure. Les quatre cellules basilaires, les plus grandes, dérivant de la grande cellule *a* de la figure 7, y sont indiquées. Gross. 165.

FIG. 16. Coupe dans un œuf fécondé depuis cinq heures. Gross. 165. — La cavité de segmentation est très nette.

FIG. 17. Œuf de sept heures, vu par la face inférieure.
*en*, les grandes cellules inférieures. Gross, 165.

FIG. 18. Coupe verticale dans le même œuf. Gross. 165.

## PLANCHE II.

Fig. 19. Coupe verticale d'un œuf un peu plus avancé dans son développement. Gross. 165. Les cellules inférieures diffèrent par leur constitution intime des cellules supérieures.

Fig. 20. Coupe d'un autre œuf pris à la même heure. Gross. 165.

Fig. 21. Gastrula vue par sa face inférieure.
*bl*, blastopore. Gross. 165.

Fig. 22. Coupe dans la région antérieure d'une gastrula.
*en*, cellules endodermiques. Gross. 200.

Fig. 23. Coupe faite immédiatement en arrière de la précédente. Gross. 200.
*bl*, blastopore.
*m*, *m'*, cellules mésodermiques.
*pv*, plaques vibratiles.

Fig. 24. Coupe suivante faite dans la même gastrula.
*t*, cellules du manteau. Gross. 200.

Fig. 25. Coupe d'une autre gastrula plus développée.
*m*, cellule mésodermique, très intimement liée à la cellule endodermique *i*.
*pv*, plaque vibratile.

Fig. 26. Coupe faite dans la même gastrula, mais plus en arrière. Les cellules *m* et *i* montrent leurs noyaux très nettement. Gross. 200.

Fig. 27. Gastrula plus développée.
*hv*, cellules de la houppe vibratile.
*pv*, plaque vibratile.
*mt*, cellules du manteau.
*bl*, blastopore. Gross. 285.

Fig. 27'. Coupe plus latérale du même embryon et correspondant à la face ventrale.
*hv*, cellules de la houppe vibratile.
*ts*, cellule qui s'enfonce un peu dans la cavité du corps. Gross. 340.

Fig. 28. Larve âgée de douze heures, observée à cinq heures du matin, le lendemain de la ponte.
*bl*, blastopore.
*c*, mamelon postérieur. Gross. 200.

Fig. 29. Coupe longitudinale d'une larve de douze heures.
*en*, endoderme.
*bl*, blastopore.
*mt*, cellules du manteau.
*e*, cellule endodermique se préparant à la segmentation. Gross. 285.

## PLANCHE III.

Fig. 30. Coupe transversale d'une larve de douze heures.
*pv*, plaque vibratile.
*mt*, cellules du manteau.
*m*, *m'*, cellules mésordemiques. Gross. 285.

Fig. 31. Larve de quatorze heures. Gross. 200.
*hv*, houppe vibratile.
*c*, mamelon postérieur.

Fig. 32. Coupe longitudinale de la même larve. Gross. 285.

Fig. 33. *hv*, cellules de la houppe vibratile.
*v*, cellules du voile.
*p*, cellules du côté ventral du corps de la larve, entre la houppe vibratile et le voile.
*en*. endoderme ou intestin. Gross. 340.

Fig. 34. Coupe transversale de la larve de quatorze heures.
*en*, endoderme.
*m*, mésoderme.
*v*, cellules du voile. Gross. 285.

Fig. 35. Coupe transversale d'une larve de quatorze heures dont le développement est un peu plus avancé.

Fig. 36. Larve de dix-sept heures, avec sa houppe vibratile, son voile et son manteau postérieur. Gross. 165.

Fig. 37. Coupe longitudinale de la larve de dix-sept heures.
*hv*, houppe vibratile.
*p*, cellules ectodermiques.
*m*, cellules mésodermiques.
*mt*, cellules du manteau.
*b*, bouche. Dans le mamelon postérieur, les cellules ectodermiques sont engagées en coin les unes entre les autres. Gross. 285.

On voit en *c* les cils vibratiles qui existent seulement sur les parties les plus saillantes des cellules ectodermiques du voile.

Fig. 38. Conpe transversale de la larve de dix-sept heures. Troisième coupe dans le bout postérieur.
*mt*, cellules du manteau. Gross. 200,

Fig. 39. L'une des coupes suivantes faites dans la même larve.

Fig. 40. Coupe encore plus éloignée du bout postérieur.
*mt*, extrémités antérieures des cellules du manteau.
*s*, cils vibratiles du voile.

Fig. 41. Coupe plus éloignée de l'extrémité postérieure.
*v*, cellules du voile.
*p*, région ventrale.

Fig. 42. Coupe encore plus éloignée du bout postérieur.
*en*, endoderme.
*m*, mésoderme.
*v*, voile. Gross. 200.

## PLANCHE IV.

Fig. 43. Coupe succédant immédiatement à celle représentée par la figure 43 et passant par la bouche *o*.
*en*, endoderme.
*m*, mésoderme.
*m'*, cellules mésodermiques entourant l'œsophage.

Fig. 44. Coupe suivante de la même larve.
*o*, bouche.
*œ*, œsophage. Gross. 200.

Fig. 45. Coupe voisine du bout antérieur. Gross. 200.

Fig. 46. Larve de vingt-quatre heures. Gross. 200.

Fig. 47. Coupe longitudinale médiane de la même larve. Gross. 200.

*o*, bouche.

*œ*, œsophage.

*mt*, manteau ou repli préconchylien.

Fig. 48. Coupe transversale de la même larve, faite dans la région du voile.

*en*, endoderme ou intestin, en dessus de l'œsophage.

*m*, cellules mésodermiques.

On voit trois cellules ectodermiques vibratiles du voile. Gross. 285.

Fig. 49. Larve de trente heures. Le bout postérieur est beaucoup plus développé. Gross. 200.

Fig. 50. Coupe longitudinale de la même larve comparable à la figure 47 et portant les mêmes indications. Du côté ventral on voit au-dessus de la bouche deux faisceaux de cils vibratiles, en outre des cils des trois couronnes. Gross. 20 (?).

Fig. 51. Coupe transversale du même stade de trente heures.

*c*, cavité limitée par le pli du manteau.

*m*, cellules mésodermiques. Gross. 285.

Fig. 51'. Coupe transversale plus rapprochée du bout postérieur.

*b*, *b'*, les bords extérieurs du manteau. Gross. 285.

Fig. 52. Coupe longitudinale d'une larve de trente à trente-quatre heures.

*m*, mésoderme.

*en*, endoderme.

*mt*, manteau.

*p*, pied.

*œ*, œsophage.

Fig. 53. Larve de trente-quatre heures.

*mt*, plis du manteau.

*p*, pied. Gross. 165.

## PLANCHE V.

Fig. 54. Coupe longitudinale médiane de la larve de trente-quatre heures représentée par la figure précédente.

*o*, bouche.

*œ*, œsophage.

*in*, intestin.

*mt*, portion antérieure et dorsale du manteau.

*f*, petit enfoncement de l'ectoderme en arrière du pied. Gross. 200.

Fig. 55. Coupe longitudinale latérale de la même larve.

*mt*, plis antérieurs du manteau s'enfonçant dans le voile.

*mt'*, plis postérieurs du manteau.

Les deux plis sont au côté ventral. Gross. 200.

Fig. 56. Coupe transversale de la même larve de trente-quatre heures, dans la région du voile, vers son extrémité postérieure.

*mt*, coupe des plis du manteau qui se sont engagés sous le voile *v*. Gross. 200.

Fig. 57. Coupe plus éloignée du bout antérieur de la larve.

*mt*, plis du manteau qui, du côté droit, est encore en contact avec le pied.

*v*, reste du voile.

Fig. 58. Coupe encore plus éloignée de l'extrémité antérieure de la larve.

Les plis du manteau, *mt*, sont encore très écartés l'un de l'autre, mais ils se sont déjà séparés du pied. Gross. 200.

Fig. 59. Larve de trente-sept heures. Les plis du manteau sont très rapprochés en arrière du pied. Gross. 165.

Fig. 60. Coupe frontale de la larve de trente-sept heures.

L'œsophage *œ* est visible vers le centre, au-dessous des cellules ectodermiques qui portent la houppe vibratile *hv*.

*mt*, portions latérales du manteau.

*ts*, enfoncements qui donnent naissance aux tubes sincipitaux. Gross. 200.

Fig. 61. Coupe de la même série, mais plus ventrale.

*p*, le pied.

*mt*, manteau.

*œ*, œsophage.

*ts*, enfoncements qui produiront les tubes sincipitaux.

*i*, cellules qui unissent les deux refoulements. Gross. 285.

Fig. 62. Coupe transversale de la larve de trente-sept heures, immédiatement en arrière du voile.

*ot*, otocyste

*et*, grande cellule ectodermique.

*in*, intestin.

*m*, mésoderme du pied.

*m'*, mésoderme du tronc.

*mt*, plis du manteau. Gross. 285.

Fig. 63. Coupe dans le pied de la même larve, un peu plus en arrière.

A la pointe du pied on voit une cavité *e*, entourée de cellules que je regarde comme mésodermiques.

Fig. 64. Coupe encore plus postérieure.

La cavité est plus grande *e*. Gross. 285.

## PLANCHE VI.

Fig. 65. Coupe frontale de la larve de trente-huit heures.

*p*, pied.

*mt*, manteau.

*œ*, œsophage.

*ts*, tubes sincipitaux.

*n*, nucléus de cellule mésodermique. Gross. 285.

Fig. 66. Coupe transversale de la même larve de trente-huit heures.

*v*, voile.

*ts*, tubes sincipitaux.

*c*, région dépourvue de tissus et correspondant à un enfoncement dans la région dorsale.

*e*, noyaux de cellules épithéliales qui entourent cet espace. Gross. 200.

Fig. 67. Coupe transversale de la même larve dans une région plus postérieure.

*œ*, œsophage.

*in*, partie antérieure de l'intestin.

*ts*, fond des tubes sincipitaux. Gross. 200.

FIG. 67'. Bord de la même coupe sous un plus fort grossissement (670).
*n*, nucléus.
*b*, bouts intérieurs des houppes vibratiles.
*c*, cuticule.

FIG. 68. Coupe transversale plus éloignée encore du bout antérieur de la larve.
*in*, intestin.
*m*, cellules mésodermiques du pied.
*ot*, otocyste.
*n*, grand nucléus.
*mt*, manteau.

FIG. 69. Coupe suivante montrant le développement de l'ectoderme.
*ot*, otocyste.
*mt*, manteau. Gross. 285.

FIG. 70. Coupe encore plus postérieure. Les cellules endodermiques se prolongent jusqu'à l'ectoderme.
*c*, cellules.
*mt*, manteau. Gross. 285.

FIG. 71. Coupe d'une larve de trente-huit heures, mais plus avancée puisque les plis du manteau s'unissent déjà sous le pied.
*m*, mésoderme du pied.
*ot*, otocyste. Gross. 285.

FIG. 72. Coupe longitudinale d'une larve de quarante-une à quarante-trois heures.
*œ*. portion de l'œsophage.
*in*, intestin.
*mt*, manteau.
*p*, pied.
*m*, mésoderme.
*ot*, otocyste.
*ts*, tube sincipital. Gross. 200.

FIG. 73. Coupe transversale de la larve de quarante-une à quarante-trois heures, troisième coupe avant les otocystes. Gross. 285.
*mt*, manteau entourant la larve du côté ventral.
*n*, épaississement de l'ectoderme.

FIG. 74. Coupe de la même larve passant par les otocystes, *ot*.
*n*, épaississement de l'ectoderme.
*ep*, épithélium du pied. Gross. 285.

## PLANCHE VII.

FIG. 75. Coupe longitudinale médiane d'une larve de quarante-trois à quarante-cinq heures.
*o*, bouche.
*œ*, œsophage.
*c*, cellules opaques de l'intestin postérieur.
*q*, fissure ou cavité dans le mésoderme.
*a*, amas de nucléus dans le point où se forme l'anus.
*ts*, portion médiane de l'un des tubes sincipitaux. Gross. 285.

Fig. 76. Coupe frontale d'une larve de quarante-neuf à cinquante-une heures.
*ot*, otocystes.
*mt*, manteau.
*œ*, œsophage.
*ts*, tubes sincipitaux. Gross. 285.
Fig. 77. Coupe transversale de la portion antérieure du voile.
*hv*, bourrelet qui supporte la houppe de cils vibratiles.
*ts*, reste des tubes sincipitaux.
*v*, voile. Gross. 200.
Fig. 78. Coupe plus éloignée du bout antérieur.
*v*, voile.
*ts*, tubes sincipitaux. Gross. 200.
Fig. 79. Coupe plus postérieure encore, dans la région du manteau, *mt*.
*ts*, tubes sincipitaux déjà très épais en ce point et entourés des restes du voile. Gross. 200.
Fig. 80. Coupe plus en arrière.
*mt*, manteau.
*ts*, fond des tubes sincipitaux déjà dépourvus de cavité dans cette région.
*o*, bouche. Gross. 285.
Fig. 81. Troisième coupe avant d'atteindre les otocystes.
*n*, cellules ectodermiques réunies à l'ectoderme en *r*. Gross. 285.
Fig. 82. Coupe dans la région des otocystes. Gross. 285.
Fig. 83. Coupe longitudinale médiane d'une larve de soixante-une heures.
*o*, bouche.
*sr*, sac de la radula.
*œ*, œsophage.
*mt*, manteau.
*ot*, otocyste.
*gp*, ganglion pédieux.
*gc*, ganglion céphalique.
*e*, enveloppe.
*gl*, glande ? Gross. 200.
Fig. 84. Coupe longitudinale latérale, voisine de la précédente.
*sr*, sac de la radula.
*ts*, tube sincipital correspondant au corps *gc* de la figure 83.
*ct*, cavité du tube.
*gl*, glande. Gross. 200.

## PLANCHE VIII.

Fig. 85. Coupe dans la même larve que les deux précédentes, mais encore plus latérale, avec un reste de l'ouverture extérieure du tube sincipital *ts*. Gross. 200.
Fig. 86. Coupe transversale d'une larve du même âge (soixante-une heures).
Quatorzième coupe à partir du bout antérieur.
*mt*, manteau.
*ts*, tubes sincipitaux. Gross. 285.
Fig. 87. Seizième coupe de la même série.
*œ*, œsophage.
*ts*, tubes sincipitaux dont la cavité s'est déplacée excentriquement vers l'extérieur. Gros. 285.

Fig. 88. Coupe suivante dans laquelle nous voyons les ganglions céphaliques ou sous-œsophagiens succéder au bout postérieur des tubes sincipitaux.

*œ*, œsophage.

*p*, bout du pied.

*mt*, manteau.

*gc*, ganglions céphaliques. Gross. 285.

Fig. 89. Coupe plus postérieure.

*gp*, ganglions pédieux, accolés à l'intestin et entourés par le mésoderme *m*.

*mt*, manteau. Gross. 285.

Fig. 90. Coupe frontale d'un jeune Dentale de quatre jours ou de quatre-vingt-seize heures.

*ot*, otocyste.

*gc*, ganglions céphaliques se montrant comme les prolongements des tubes sincipitaux *ts*. Gross. 285.

Fig. 91. Coupe transversale du même jeune Dentale.

*mt*, manteau.

*ts*, tubes sincipitaux.

*tc*, lumières ou cavité de ces tubes. Gross. 285.

Fig. 92. Coupe suivante.

*gc*, ganglion céphalique.

*œ*, œsophage.

*p*, coupe du pied. Gross. 285.

Fig. 93. Coupe transversale du même Dentale dans la région des otocystes. Gross. 285.

*ot*, otocystes.

*sr*, sac de la radula.

*m*, muscles.

*gp*, ganglions pédieux.

Fig. 94. Coupe transversale du ganglion pédieux dans la coupe qui précède les otocystes. Gross. 670.

Fig. 95. Jeune Dentale, âgé de soixante-dix heures, dans sa coquille, traité par l'acide osmique.

*c*, coquille.

*v*, voile.

*mt*, manteau. Gross. 165.



SUR

# LES PÉRIDINIENS

DU GOLFE DE MARSEILLE

ANNALES
DU MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE DE MARSEILLE. — ZOOLOGIE
Tome Ier

MÉMOIRE N° 8

# SUR LES PÉRIDINIENS DU GOLFE DE MARSEILLE

PAR

M. Paul GOURRET
ÉLÈVE DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE MARINE.



MARSEILLE
TYPOGRAPHIE ET LITHOGRAPHIE CAYER ET Cie
Rue Saint-Ferréol, 57.

1883

SUR

# LES PÉRIDINIENS

## DU GOLFE DE MARSEILLE

M. le professeur Marion, mon maître, m'a engagé à faire une étude statistique de la faune pélagique du golfe de Marseille. Cette étude exige des observations de longue haleine. Elle ne doit pas se borner à enregistrer simplement l'arrivée ou la disparition de certains êtres. Elle m'oblige à des recherches multiples sur la nature propre de la faune pélagique elle-même, qui comprend des éléments en réalité bien hétérogènes. Les documents que j'ai recueillis depuis 1881 sont déjà nombreux. Quelques-uns se rapportent aux Infusoires cilio-flagellés qui ont fourni un contingent assez important à la population de la surface des mers. L'attention des naturalistes a été ramenée récemment sur ces êtres par M. le professeur G. Pouchet. Cette circonstance m'a déterminé à distraire de mon travail général les observations que j'ai pu faire l'année dernière sur les Infusoires Péridiniens de Marseille. Je les offre aux spécialistes, espérant qu'ils pourront leur être de quelque utilité dans l'étude d'une famille sur laquelle nos connaissances sont encore très imparfaites.

# HISTORIQUE.

O.-F. Müller (*Animalcula infusoria*, 1786) a imparfaitement décrit trois espèces de Ceratium, qu'il rapporte, l'une à son genre Bursaria, l'autre à son genre Cercaria, la troisième au genre Vorticella. Les cils vibratiles qui ornent le sillon transversal ont entièrement échappé à l'examen de ce naturaliste.

Quelques années plus tard, von Paula Schranck décrit le *Bursaria hirundinella* Müll., sous le nom de *Ceratium tetraceros*, dont Bory, dans l'*Encyclopédie méthodique* commencée par Bruguières, fait son genre *Hirundinella*, et Nitzsch, 1817-27, signale le *Cercaria tripos* Müll., sous le nom de *Ceratium tripos*. Ni l'un ni l'autre de ces auteurs n'aperçurent les cils locomoteurs, caractéristiques de la famille.

En 1830, Michaëlis étudie les Péridiniens de la mer Baltique, surtout au point de vue de la phosphorescence, phénomène nié plus tard avec raison dans ces êtres par Claparède et Lachmann.

A la même époque, Ehrenberg crée le genre Peridinium, ainsi que la famille des Peridiniœa, qu'il place dans ses Polygastriques anentérés. Telle qu'elle fut conçue par le naturaliste allemand, cette famille comprenait le genre Peridinium, synthèse des deux genres Peridinium et Ceratium, le genre Chœtotyphla, le genre Chœtoglena et le genre Acineta. En 1838, il en écarte ce dernier genre pour y placer le genre Glenodinium. Le premier, il signale chez les Infusoires cilio-flagellés la présence de cils locomoteurs cantonnés sur une ceinture vibratile ou sillon transversal, appelle le flagellum une « trompe » et décrit l'ouverture unique de la cuirasse, ainsi que des organes digestifs.

Dujardin (*Infusoires*, 1841) restreint la famille des Péridiniens, auxquels il refuse, d'ailleurs avec raison, des organes digestifs. Il confond dans le genre Peridinium le genre Glenodinium, qu'Ehrenberg avait établi en se basant surtout sur la présence d'un point coloré (œil), qui n'est autre chose qu'une goutte

d'huile colorée variant d'un individu à l'autre, soit par la position, soit par la forme, aussi bien par la grosseur que par le nombre.

Il considère d'autre part les genres *Chætotyphla* et *Chætoglena* Ehbrg., dépourvus de cils locomoteurs, comme de véritables Infusoires flagellés, qu'il place dans ses Thécamonadiens. Les genres *Peridinium* Ehbg., et *Ceratium* Schr., constitueraient donc à eux seuls les Périnides, famille dont il décrit très succinctement quelques espèces.

Je ne ferai que citer les noms de J. Müller, Werneck, Perty et Bailey; ce dernier pense que certains Péridiniens, décrits précédemment, ne sont que des phases embryonnaires de Néréïdes !

En 1852, Bergmann et Leuckart considèrent les Infusoires cilio-flagellés comme des végétaux, opinion vers laquelle nous verrons tendre d'éminents observateurs contemporains. De Siebold, au contraire, dans son *Manuel d'Anatomie comparée*, admet parmi les Infusoires les Péridiniens sous le nom d'*Astoma*, en compagnie des Astasies.

En 1855, Allman décrit un Péridinien particulier, le *Peridinea uberrima*, qu'il faut rapporter, sans aucun doute, au genre *Protoceratium* Bergh. Le point ocelliforme qui existe au pôle antérieur ne peut suffire à faire rentrer cette espèce dans le genre Glenodinium, tel que ce genre doit être compris. La détermination de cette espèce mise à part, Allman a commis plusieurs inexactitudes. Ce zoologiste pense, en effet, que les cils, au lieu d'être localisés dans un sillon transversal, sont distribués sur toute la surface. D'autre part, il considère le flagellum comme un organe de locomotion. Enfin, il croit que, lorsque le kyste des Péridiniens se forme, au moment de la reproduction asexuelle, le noyau de l'Infusoire persiste dans ce kyste et qu'il est ensuite le siège d'une bipartition. Malgré ces erreurs, Allman a très bien compris la nature monocellulaire des Péridiniens. Il a, le premier également, figuré des chaînes de Péridiniens (pl. III, fig. 14, *Quart. Journ. of micros. Sc.*, vol. III, 1855), mais il n'a pas compris le phénomène qu'il avait sous les yeux, et il a cru que les deux Péridiniens accolés étaient produits par la division spontanée du *Peridinea uberrima* solitaire. M. G. Pouchet a revu depuis des chaînes de Péridiniens et a basé sur leur état une théorie que nous aurons à discuter.

Carter, trois ans après, décrit une nouvelle espèce de Péridiniens, le *Peridinium sanguineum*. Cette étude a surtout trait à la matière colorante de cette espèce, que le célèbre zoologiste rapporte à la Chlorophylle. Tout récemment, on le sait, M. Geddes a étudié la substance colorante des animaux inférieurs. Pour lui, elle appartient à une algue parasite, le Philozoon. Si cette assertion vient à se confirmer, les expériences de Carter devront être en grande partie adoptées.

Jusqu'en 1859, les connaissances que l'on possède sur les Cilio-flagellés sont

très imparfaites. A cette époque paraît une étude plus soignée et plus complète de ces Infusoires, étude que, jusque dans ces dernières années, n'ont pu faire oublier les divers travaux publiés dans l'intervalle. Dans la première partie de leurs études sur les Infusoires et les Rhizopodes (Genève, 1858-1859), Claparède et Lachmann adoptent en la réformant la classification de Dujardin relative aux Péridiniens, qu'ils divisent de la manière suivante :

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| PERIDININA. | Un sillon transversal. | Les deux moitiés de la cuirasse de longueur à peu près égale. | Cuirasse armée de prolongements en forme de cornes................ | 1. Ceratium. |
| | | | Cuirasse sans prolongement.. | 2. Peridinium. |
| | | Les deux moitiés de la cuirasse très inégales. | Bords de l'échancrure relevés en lame............... | 3. Dinophysis. |
| | | | Bords de l'échancrure non relevés................ | 4. Amphidinium. |
| | Pas de sillon transversal. Cils sur le bord antérieur................... | | | 5. Prorocentrum |

Si on érige le genre Prorocentrum en famille distincte, voisine d'ailleurs des Infusoires flagellés, réforme sur laquelle j'aurai à revenir, les Périnides constituent une famille très homogène, renfermant des formes intermédiaires à chacun de ses genres. Dans la deuxième partie de son ouvrage, publiée en 1860-61, Claparède signale la formation, chez les Péridiniens, de kystes curieux, observation que j'exposerai en détail à propos de la reproduction asexuelle du genre Peridinium.

On ne peut aujourd'hui adopter, telle qu'elle a été conçue par ces célèbres zoologistes, la classification des Péridiniens. Les espèces et les genres, à cette époque réduits à cinq, sont aujourd'hui très nombreux; mais, il faut l'avouer, la phylogénie de ces Infusoires particuliers a été, en général, très bien comprise par Claparède et Lachmann, et les divers essais de classification proposés depuis ne peuvent subir un examen sérieux. Je ferai remarquer toutefois que, dans leurs recherches relatives aux Infusoires Cilio-flagellés, Claparède et Lachmann n'entrent dans aucun détail sur les organes internes des Péridiniens.

En 1865, James Clark décrit un Infusoire nouveau, qu'il rapporte au genre Peridinium. Mais le *Peridinium cypripedium* Clk., d'après les justes critiques de Carter, est sinon l'*Urocentrum turbo*, du moins une espèce voisine, en tous cas il faut l'écarter des Péridiniens.

De 1865 à 1878, aucune découverte bien saillante. Oulianin, Willemoes Suhm, Carter, etc., font connaître de nouvelles espèces, et il faut arriver à 1878, époque où Stein publie son troisième volume sur les Infusoires, pour avoir de nouvelles données sur les Cilio-flagellés. L'éminent zoologiste place les Péridiniens dans le

voisinage des Noctiluques, dont il n'admet cependant qu'une parenté assez éloignée, puisqu'il met son groupe des Scytomonadines entre ces deux familles. Il annonce une scissiparité chez le *Glenodium cinctum* et le *Peridinium tabulatum.* Ces observations cependant demandent confirmation, de l'avis même de Bergh.

Claus, dans son *Traité de zoologie* (1878), range les Péridiniens dans les Flagellates (d'Hœckel), à côté des Euglènes.

En 1881, paraît une monographie très importante de Bergh. Ce travail mérite une longue étude. Aussi je l'examinerai tout au long au fur et à mesure que je décrirai les divers Péridiniens du golfe de Marseille.

Enfin, dans une note communiquée à l'Institut en octobre 1882, M. le professeur G. Pouchet étudie *l'évolution des Péridiniens et les particularités d'organisation qui les rapprochent des Noctiluques.* Dans cette note, M. Pouchet constate que les *Ceratium tripos*, *Cerat. tripos* var. *megaceros* et *Cerat. furca*, sont, dans certaines circonstances, disposés en chaînes de deux, de trois et même de huit individus unis bout à bout. Cette union se fait par l'intermédiaire de l'extrémité tronquée de la corne postérieure. Ceci explique que la corne postérieure des Cératiens soit toujours tronquée (1). Puis, le savant professeur cherche à établir la parenté entre les Péridiniens et les Noctiluques, qu'il croit être plus étroite encore que Stein ne le pensait, en se basant sur des considérations embryogéniques et anatomiques (2), mais cependant en laissant place à quelques réserves.

Les chaînes de Péridiniens, découvertes mais incomprises par Allman, en 1855 (voir plus haut), ne sont pas particulières aux deux genres précités et se retrouvent chez les Dinophysis, Gymnodinium, etc. Dans quel but cette union de formes solitaires a-t-elle lieu ? Est-ce un accouplement ? Est-ce au contraire un phénomène consécutif à la segmentation ?

---

(1) Si la corne postérieure est souvent tronquée, souvent aussi elle ne l'est pas. Ceci d'ailleur n'a qu'une importance morphologique bien faible.

(2) « A la vérité, malgré toutes les présomptions, nous n'apportons pas aujourd'hui la preuve « décisive de cette évolution de certaines formes péridiniennes à la forme Noctiluque, qui deviendrait ainsi une sorte de stade génésique. C'est encore une hypothèse dont la vérification reste « subordonnée, soit à des recherches dans une direction nouvelle, soit à un hasard heureux comme « celui qui nous montre, pour la première fois, à l'état sérial, des êtres aussi frappants et aussi sou- « vent observés que *Cerat. tripos* et *furca.* » — Pouchet. *Loco citato,* C. R. octobre 1882.

Nous lisons dans la même note la phrase suivante : « Cette disposition (en chaîne) et surtout « l'évolution antérieure qu'elle suppose, tendraient à rapprocher les *Cératiens des Diatomées et des* « *Desmidiées,* tandis que d'autres particularités semblent, au contraire, marquer une parenté de ces « êtres avec les Noctiluques, encore plus étroite que ne l'admet Stein, plaçant entre les Noctiluques « et les Péridiniens, son groupe des Scytomonadines. »

C'est sur le rapprochement des Péridiniens, tantôt avec les Euglènes, tantôt avec les Noctiluques, en un mot sur leur position zoologique qu'il me faut insister. Cette discussion sera mieux à sa place à la suite de l'exposition de ce qui constitue la partie originale de mon travail d'observation.

Remarquons enfin que, dans les nombreuses recherches relatives aux Infusoires cilio-flagellés, on ne trouve que très peu de détails sur les mœurs et surtout sur l'habitat des Péridiniens. Carter, toutefois (*Annals of nat. hist.*, vol. VII, 4[me] sér., 1871), a quelques notions sur la différence de station qu'une même espèce présente. Il a en effet trouvé le *Cerat. kumaonense* Cart. depuis quatre mille pieds jusqu'au niveau de la mer. Malheureusement il n'entre dans aucun développement à ce sujet. Pour moi, qu'il me suffise de dire que les Péridiniens sont des Pélagiques côtiers à facies larvaire. Des considérations assez étendues touchant cette catégorie particulière de Pélagiques, sont exposées dans mon étude *sur la Faune Pélagique du golfe de Marseille;* elles me dispensent de toute indication relative aux mœurs des Cilio-flagellés (1).

---

(1) Ce mémoire était à l'impression et en partie composé lorsque nous avons pu prendre connaissance du travail complet de M. le professeur G. Pouchet : *Contribution à l'histoire des Cilio-flagellés.* Nous nous efforçons, en corrigeant nos épreuves, de mettre d'accord notre nomenclature avec celle du savant zoologiste du Muséum, afin d'éviter tout embarras de synonymie. D'ailleurs il nous sera possible de donner à la fin de cette étude, une analyse rendant toute confusion impossible. Il nous suffira de dire ici que nous n'abandonnons pas le point de vue auquel nous nous sommes placé.

# DESCRIPTION DES GENRES

## I. — GENRE *CERATIUM* SCHRANCK.

Le genre Ceratium est caractérisé par un corps orné de prolongements en forme de cornes et divisé, par un sillon transversal cilié, en deux moitiés de longueur à peu près égale.

Les nombreuses espèces de ce genre mènent pour la plupart une vie essentiellement pélagique et il est assez facile de s'en procurer, à la belle saison, non loin du rivage, notamment au voisinage des îles Ratoneau, Pomègues, etc. Mais c'est surtout au vallon des Auffes et le long de la côte qui s'étend de ce vallon à l'entrée du vieux port que le genre Ceratium compte à la fois le plus d'espèces et le plus grand nombre d'individus. Les environs de Carry sont également privilégiés, mais la faune péridinienne y est sans contredit moins riche que celle du vallon des Auffes.

Cependant il existe quelques rares représentants de ce groupe dans les eaux douces : tel est le cas de *Ceratium hirundinella* Dujardin, trouvé dans l'étang de Meudon par le savant professeur de Rennes, et de *Cerat. cornutum* Ehrbrg., vu dans les eaux d'une mare aux environs de Berlin par Claparède et Lachmann. Le *Cerat. tripos* Nitzsch, type essentiellement pélagique, aurait été également pris dans l'eau douce par Pringsheim ; il en serait enfin de même de *Ceratium furca* Ehrbrg., qui habiterait à la fois la mer et l'eau douce, dans laquelle M. Werneck rapporte l'avoir trouvé aux environs de Salzburg. Ces observations méritent confirmation et ne doivent être acceptées qu'avec la plus grande prudence. Ne serait-il pas intéressant, en effet, de trouver une même espèce pélagique dans des milieux aussi différents ?

Les Ceratium enfin se rencontrent dans les lacs. Tel est le cas du *Cerat. longicorne* Perty, des lacs de la Suisse (1) et du *Cerat. kumaonense* Carter (2), des

---

(1) Perty, *Zur Kenntniss Kleinster* etc., p. 161.

(2) Carter, *Ann. of nat. hist.*, 4ᵉ sér.. vol. vii, p. 229.

lacs du Kumaon. D'après Carter, il s'en trouverait aussi dans les lacs de l'Himalaya et du Bengale (1).

Les diverses espèces sont hyalines, avec une légère teinte jaunâtre au milieu du corps. Il faut en excepter un certain nombre d'espèces, entre autres le *Ceratium tripos* var. *inæquale* qui est complètement hyalin et le *Ceratium hirundinella* dont le corps est brunâtre ou verdâtre. La teinte jaune appartient-elle en propre à l'infusoire ou doit-on la considérer comme indiquant dans le corps de ce dernier la présence d'une algue parasite (*Philozoon*, de M. Geddes)?

La plupart sont microscopiques. La longueur du corps et surtout celle des cornes variant à l'infini, je rappellerai simplement les dimensions que Dujardin donne du *Ceratium tripos*, dont la longueur totale est de $0^{mm},187$ et sans les cornes $0^{mm},06$ (*Infusoires*, p. 378).

Le corps a généralement la forme d'un ovoïde, dont le petit bout serait postérieur et le gros bout serait antérieur et tronqué. Des modifications secondaires résultant soit d'un aplatissement, soit d'un gonflement, changent l'aspect ordinaire et donnent lieu à des formes se rapportant à un quadrilatère, à une sphère, etc. Il faut se figurer le corps d'un Ceratium comme présentant une face dorsale convexe et une face ventrale légèrement concave dont la moitié antérieure est percée en son milieu d'une échancrure ou bouche véritable.

Les cornes, qui ne sont qu'un prolongement plus ou moins développé du corps, sont en nombre variable, mais on peut les réduire à cinq types principaux :

| | type 1 | type 2 | type 3 | type 4 | type 5 |
|---|---|---|---|---|---|
| Cornes antérieures.... | 2 | 1 | 4 | 2 | 3 |
| Cornes postérieures... | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |

Toutefois, on trouve un certain nombre d'espèces qui mènent insensiblement de l'un à l'autre de ces types. Si on considère, en effet, successivement les *Cerat. tripos*, *furca*, *furca* var. *mediterraneum*, *pellucidum*, on voit peu à peu la corne antérieure gauche, d'abord égale à la corne droite, diminuer peu à peu de longueur, se réduire ensuite à une épine courte pour disparaître complètement chez *Cerat pellucidum*. De même, en examinant successivement la corne postérieure chez *Cerat. tripos* var. *macroceros*, *Cerat. tripos* var. *gracile*, *Cerat. obliquum*, *Cerat. depressum*, *Cerat. furca* (du golfe de Marseille), *Cerat. parvum*, *Cerat. procerum*,

(1) Dans ses recherches sur la faune pélagique des lacs de la Suisse, Dr. Othmar E. Imhof signale le premier dans ces lacs la présence de *Peridinium tabulatum*, *Ceratium reticulatum*, *C. hirundinella* et *C. furca*. — *O.-E. Imhof, Studien zur Kenntnis der pelagischen Fauna der Schweizerseen*, pp. 466-471, *Zoologischer Anzeiger*, 3 sept. 1883.

*Cerat. minus*, *Cerat. obtusum* et *Cerat. gravidum*, on constate que cette corne décroît sans cesse et, se distinguant de moins en moins du corps, finit par n'être plus représentée que par une légère saillie chez *Cerat. obtusum* et disparaître complètement avec le *Cerat. gravidum*. Les espèces à cornes réduites nous conduisent aux genres *Protoceratium* Bergh, et *Peridinium* Ehbrg., qu'on peut considérer comme des Ceratium dépourvus entièrement de cornes.

Des trois cornes que présentent la plupart des Ceratium, la postérieure est le plus souvent dirigée en arrière, les supérieures se prolongent en avant. Mais cette direction générale peut subir toute espèce de modifications. C'est ainsi que par exemple les cornes supérieures peuvent être dirigées en arrière et que la postérieure peut se recourber en avant. Les modifications tenant à la direction et à la taille sont très variables; elles seront signalées au fur et à mesure que je décrirai les diverses espèces de ce genre recueillies dans le golfe de Marseille.

Les cornes sont rigides, de telle sorte que leur direction doit être prise en considération pour la distinction des espèces. Si on examine successivement la corne antérieure gauche du *Cerat. gibberum* (pl. II), *Cerat. tripos* var. *megaceros* (B.-A.) Pouchet, et du *Cerat. limulus* (pl. I, fig. 7), on voit que chez l'une et l'autre de ces espèces, elle est dirigée en arrière et tournée en dedans; mais, tandis qu'elle décrit un arc de cercle régulier chez le *Cerat. limulus*, elle présente une courbure plus prononcée dans le *Cerat. gibberum*. C'est là une simple nuance à laquelle il ne faudrait accorder aucune valeur dans la systématique, si elle n'était le point de départ de nouveaux êtres bien différents de celui présenté par les *Cerat. limulus* et *gibberum*. En effet, la torsion subie par la corne antérieure gauche chez le *Cerat. gibberum* s'accentue et présente un caractère tout particulier dans *Cerat. gibberum* var. *contortum* et dans la variété *sinistrum*.

La longueur des cornes ne peut sans doute servir de criterium pour la distinction des espèces. Il est incontestable en effet que deux individus donnés se rapportent à une même espèce, bien que munis de cornes de longueur différente. Ce n'est pas un centième de millimètre de plus ou de moins qui suffit à les séparer.

Mais, si on déduit de là avec M. Bergh qu'une corne de plus ou de moins ne suffit pas pour caractériser une espèce, je ne sais sur quel caractère il faut se fonder pour délimiter deux formes données de Ceratium. Bergh en effet rapporte au *Cerat. cornutum*, pourvu de trois cornes dont deux antérieures, une variété de cette espèce (pl. XIV, fig. 35) qui ne possède que deux cornes dont l'une est antérieure et l'autre postérieure. Il y a, il est vrai, entre eux deux états intermédiaires (pl. XIV, fig. 34 et 33) chez lesquels on constate la réduction progressive de la corne antérieure gauche. Mais peut-on considérer la variété 35 comme une véritable variété du *Cerat. cornutum*, ou bien faut-il y voir une nouvelle espèce, rattachée à la précédente par deux variétés 34 et 33? Cette dernière opinion s'impose, car

sur quel caractère faudra-t-il se baser pour distinguer les diverses espèces de Péridiniens? Sera-ce sur la forme de l'échancrure ventrale, dont la morphologie est si variée dans les Péridiniens? Mais M. Bergh n'en tient aucun compte. L'exemple suivant en est une preuve manifeste. Le *Cerat. cornutum (Peridinium cornutum* Ehrenberg), figuré par Claparède (pl. XX, fig. 42,), a une échancrure ventrale largement ouverte en avant. Or, dans le *Cerat. cornutum* Bergh, cette échancrure est limitée, autant qu'on peut en juger par la figure 9, pl. XII (Bergh, *loc. cit.*) par le rabattement à la face ventrale du bord antérieur dorsal, de telle sorte que cette ouverture devient un véritable trou. Cette disposition s'accentue davantage dans la variété 34 de Bergh. Or, de deux choses l'une : ou le *Cerat. cornutum* Bergh est différent du *Cerat. cornutum* de Claparède, et dans ce cas la variété 34 est réellement une variété du *Cerat. cornutum* Bergh, ou bien cette espèce a une échancrure ventrale identique à celle du *Cerat. cornutum* Clap., et alors, ces deux espèces n'en formant plus qu'une, la variété 34 cesse d'être une variété du *Cerat. cornutum.*

M. Bergh a oublié sans doute que les Ceratium sont de simples cellules, que la moindre modification acquiert par suite une importance qu'il faudrait refuser à un organisme plus élevé, surtout si on songe que la cuticule rigide de ces Infusoires ne se prête que très difficilement à des torsions si légères qu'elles soient et à des changements de direction soit des cornes, soit du sillon transversal.

Avant de quitter ce sujet, il convient d'insister sur le fait suivant dont l'importance est capitale. J'ai précédemment considéré la différence de longueur des cornes comme ne pouvant servir de criterium pour la distinction des espèces. Dans les termes que j'ai employés, cela est incontestable. Mais on ne peut se fonder là-dessus pour identifier deux espèces chez lesquelles par exemple la corne droite est chez l'une très longue *(Cerat. fusus)* et chez l'autre au contraire réduite à une épine (*Cerat. fusus*, variété de Bergh, pl. 14 fig. 31). C'est là une déduction exagérée qui, si elle était acceptée, conduirait à l'abolition de tous les caractères quels qu'ils soient.

Sur la cuirasse on remarque, mais c'est là une exception, des saillies cuticulaires placées soit à la base, soit le long des cornes. Ce sont tantôt des dentelures (*Cerat. tripos* var. *macroceros*, p. 397, Claparède et Lachmann), tantôt des épines très fortes (*Cerat. tripos* var. *arcticum* Clap. et Lachm., et *Cerat. divergens* Ehbrg Monatsb. d.Berl. Akad., 1840, p. 201) ou des piquants (*Cerat. tripos* var. *inæquale*, et certaines larves de Péridiniens).

Sillon transversal. — Un sillon transversal, qui ne fait défaut à aucune espèce de ce genre, divise le corps en deux régions, dont l'une est antérieure et l'autre postérieure. Sa forme rappelle une gouttière, dont les deux bords antérieur

et postérieur font saillie. Ehrenberg a le premier signalé l'existence sur ce sillon de cils très nombreux, qui rappellent les cils vibratiles, mais qui sont soumis à la volonté de l'Infusoire. En effet, celui-ci, dès qu'on le tracasse, en arrête aussitôt le battement. Ces cils appartiennent-ils à la cuticule, ou bien sont-ils directement en rapport avec le parenchyme du corps ? Malgré les diverses opinions émises à ce sujet, il semble certain cependant que les cils ne sont pas un prolongement direct du contenu cellulaire, mais plutôt de l'enveloppe. En effet, les pores du sillon transversal décrits par Bergh et par l'intermédiaire desquels les cils seraient directement en rapport avec le parenchyme interne ne sont pas des *ouvertures*, mais de *simples ponctuations* (1).

Quoi qu'il en soit, Ehrenberg croyait que les cils garnissent à la fois les deux bords du sillon. Claparède et Lachmann prétendent au contraire que chez le *Cerat. cornutum* Ehrbrg. (p. 396), le bord antérieur seul en est pourvu, disposition qui, d'après leurs dessins, serait applicable non seulement au genre *Ceratium*, mais à tous les Péridiniens. Tel n'était pas l'avis de Dujardin qui, chez le *Cerat. tripos* (*Infusoires*, pl. V, fig. 2), ne figure des cils que sur le bord postérieur de la couronne vibratile. Bien que l'importance réelle ne réside exclusivement que dans la présence des cils, qui existent concurremment avec un flagellum, il est toutefois curieux de constater que ces appendices peuvent occuper soit le bord antérieur, soit le bord postérieur du sillon transversal, mais en aucun cas les deux parois ensemble. On observe en effet ces deux sortes de position : le *Cerat. furca* et le *Cerat. tripos* var. *massilliense* offrent la première manière d'être, qui constitue une exception, car la disposition la plus commune reproduit le second état, c'est-à-dire que les cils garnissent uniquement le bord postérieur du sillon. Le sillon transverse, qui forme une ceinture ininterrompue à la face dorsale, se rabat à la face opposée, où elle se termine brusquement de chaque côté de l'échancrure ventrale, sur laquelle nous aurons à revenir. Cette disposition est générale. Il n'en est pas de même de la place pour ainsi dire topographique occupée par le sillon ; car, s'il divise le plus souvent le corps en deux moitiés à peu près égales, on constate de nombreuses exceptions à cette règle. Deux manières d'être, opposées entre elles, peuvent s'offrir : tantôt la partie antérieure est la moins volumineuse et c'est le

(1) M. le professeur G. Pouchet, admettant que le fond du sillon vibratile n'est soudé que par des points éloignés et dans une très faible étendue aux deux lames saillantes qui limitent ce sillon, incline à penser « que c'est à travers la fente ou les fentes laissées libres par cette union incomplète, que s'engagent soit sur un rang, soit sur deux rangs les cils dépendant de la substance vivante du dessous du test. » — *Loc. cit.*, p. 418. Nous n'avons jamais pu apercevoir les fentes dont parle M. le professeur Pouchet. Nous persistons donc à maintenir notre opinion sur l'indépendance des cils locomoteurs des *Ceratium* et autres Péridiniens. Ces fentes ne seraient-elles pas des lignes d'épaississement plus minces que les réticulations présentées par la cuirasse de certains Cilio-flagellés ?

cas de *Cerat. furca*, et de sa var. *mediterraneum*, de *Cerat. procerum*, *Cerat. minus*, *Cerat. gravidum*, etc.; tantôt c'est le contraire qui a lieu (*Cerat. pellucidum*, *Cerat. parvum*, etc...). Lorsque la région inférieure est la moins volumineuse, elle ne va pas toutefois jusqu'à être aussi petite que chez les Péridiniens du genre Dinophysis, dans lequel l'extrême réduction de la région inférieure est caractéristique. Toutefois on voit par là que ce dernier genre n'est que l'accentuation d'un état déjà ébauché chez certaines formes de Ceratium.

Le sillon transversal décrit un demi-cercle le plus souvent régulier, dont la concavité regarde tantôt en avant (le *Cerat. furca* par exemple), tantôt en arrière (*Cerat. quinquecorne*). Sa direction, au lieu d'être perpendiculaire au grand axe du corps, est oblique à cet axe dans certaines espèces (*Cerat. pellucidum*, etc...), disposition d'ailleurs peu fréquente. Quelquefois le sillon change subitement de niveau pendant son parcours sur la face dorsale, disposition spéciale au *Cerat. tripos*, et à ses nombreuses variétés et plus ou moins accentuée suivant les individus. Il peut subir une sorte de torsion, comparable à un plissement synclinal. Enfin les deux extrémités du sillon, au lieu d'être toujours placées vis-à-vis l'une de l'autre à la face ventrale, sont assez souvent situées à des niveaux différents (*Cerat. tripos* var. *inflexum*, par exemple, pl. II, fig. 44). Ce sont là tout autant de bons caractères pour la distinction des espèces et des variétés.

Flagellum. — Si on observe un Ceratium par sa face dorsale, on aperçoit quelquefois un filament souple, très contractile, dont le point d'insertion se trouve à la face ventrale, entre la base de la corne gauche et le bord correspondant de l'échancrure ventrale. Souvent aussi il part de la base de la corne droite. Ces deux origines du flagellum sont aussi communes l'une que l'autre, mais constantes pour une même espèce. Sa longueur est très variable et présente des différences auxquelles on ne saurait attacher la moindre importance, parce qu'elles dépendent le plus souvent du plus ou moins de contraction du flagellum lui-même. Tous les Péridiniens sont munis d'un pareil appendice, qu'ils contractent, au moindre contact, au point de le faire disparaître complètement, sans qu'il en reste trace. Claparède prétend (*loc. cit.*, page 392) que si, dans cet état, on examine attentivement le point où se trouvait le flagellum dans l'extension, on voit que « la cause de cette disparition gît dans l'existence d'une cavité sphérique placée au point d'insertion du flagellum, cavité dans laquelle celui-ci peut venir se loger par rétraction » ; et il ajoute : « Peut-être que les mouvements brusques du flagellum sont destinés à amener dans cette cavité des particules étrangères, propres à la nutrition. Nous n'avons pu cependant nous en assurer. » Si Claparède avait aperçu cette cavité, il l'eût certainement figurée ; or, on n'en trouve pas trace dans ses dessins. Si, d'autre part, à cet argument on ajoute l'observation directe,

on voit le flagellum disparaître subitement par l'effet d'une brusque et violente contraction; en ayant recours alors à un fort grossissement, obtenu par l'objectif à immersion de Nachet, il est impossible de trouver la moindre dépression qui puisse indiquer soit le point de rétraction du flagellum, soit une cavité dans laquelle cet appendice serait venu se loger.

Quoi qu'il en soit, le flagellum, mu par l'Infusoire avec une très grande rapidité, décrit une sorte de cône dont le sommet est au point d'insertion. Ce mouvement est sans doute destiné à produire un tourbillon dans le milieu ambiant, de façon à amener les aliments dans l'échancrure ventrale; car, les mouvements du flagellum n'en impriment aucun au corps. Les aliments ne sauraient, en effet, être introduits dans le corps par la contraction complète du flagellum; un pareil organe rappellerait, en effet, les suçoirs des Acinètes; mais rien n'autorise à admettre une analogie quelconque entre ces deux sortes de filaments. Le flagellum des Péridiniens rappelle celui des Noctiluques et des Eugléniens; comme chez ceux-ci, il dérive de la substance même du corps et plus particulièrement du protoplasma périphérique dont il partage tous les caractères.

Le flagellum enfin est toujours unique. Je rappellerai seulement que chez le *Cerat. cornutum*, Claparède a vu deux flagellum, dont l'existence constante est mise en doute même par ce naturaliste.

Échancrure ventrale. — Signalée la première fois par Ehrenberg, l'échancrure ventrale est une fente profonde située sur la ligne médiane. Sa forme est le plus souvent en fer à cheval, dont la concavité entame plus ou moins la moitié inférieure du corps. Les deux branches latérales droite et gauche, plus ou moins divergentes, concaves, sinueuses ou non, se terminent chacune sur le bord interne de la corne antérieure correspondante, ou bien en dedans des cornes. Cette dernière disposition est très rare (*Cerat. tripos* var. *macroceros*, Clap. et Lachm., pl. XIX, fig. 1). L'échancrure est complètement ouverte en avant. Seul, le *Cerat. hexacanthum* fait exception (pl. III, fig. 49-49 a). Chez cette espèce, en effet, le bord antérieur dorsal du corps se rabat à la face ventrale, de sorte que l'échancrure est un trou véritable. Cet état, nous le verrons, devient caractéristique dans les genres *Protoceratium* Bergh, et *Parrocelia* (nov. gen.).

La position de l'échancrure étant bien déterminée, et d'autre part l'Infusoire se mouvant de façon à ce que les cornes supérieures soient portées en avant dans la locomotion, il est bien évident que les fines particules tenues en suspension à la surface de la mer, particules constituées en grande partie par des débris de Foraminifères, de Radiolaires, d'Infusoires et de larves de Crustacés, doivent nécessairement pénétrer dans cette échancrure. Le contact de celle-ci et des aliments est d'ailleurs facilité par le battement des cils, qui garnissent les deux

moitiés du sillon transversal de la face ventrale, ainsi que par le tourbillon produit par les mouvements du flagellum. Un argument, bien qu'il soit d'ordre négatif, vient à l'appui de cette hypothèse : on n'a jamais, en effet, observé à la surface d'un Ceratium quelconque, surface limitée par une cuirasse résistante et relativement épaisse, la moindre ouverture. J'ai enfin observé un *Cerat. tripos* var. *massiliense*, dans le parenchyme duquel était engagé un corps étranger, sans doute un fragment d'algue. Or, si on se reporte à la taille assez considérable de ce cryptogame, on voit avec la dernière évidence qu'il n'a pu y pénétrer que par l'échancrure ventrale (1). Il semble dès lors bien établi et par la disposition anatomique et par l'observation que l'échancrure des Ceratium et d'une façon générale des Péridiniens est une ouverture buccale.

Les aliments, arrivés au contact du parenchyme du corps au moyen de cette ouverture, sont entourés par le protoplasma, susceptible de les digérer. Nous trouvons donc ici un appareil digestif dont le plan anatomique ne diffère pas de celui de la plupart des Infusoires.

Cuticule. — L'enveloppe cellulaire forme une sorte de cuirasse, qui entoure complètement le parenchyme du corps, auquel elle est adhérente. Elle s'interrompt toutefois à la face ventrale, de chaque côté de l'échancrure buccale, ainsi qu'au point où naît le flagellum; cette dernière ouverture, contenue dans la première, est par suite négligeable. Son épaisseur ne dépasse guère trois ou quatre centièmes de millimètres. La cuirasse apparaît le plus souvent avec un double contour ; mais, à l'extrémité des cornes et chez certaines espèces, telles que *Cerat. fusus* et *Cerat. pellucidum*, elle est très réduite. A un fort grossissement, la cuticule se présente, en général, comme ponctuée ; les espaces plus ou moins circulaires

---

(1) M. le professeur G. Pouchet, à qui j'ai eu l'honneur de communiquer en juin 1883 la plus grande partie de mes observations sur les Péridiniens, ne semble pas partager cette manière de voir. Il est incontestable, à mes yeux, que l'échancrure ventrale étant la seule partie du corps où la cuirasse fasse défaut, c'est-à-dire, où le protoplasma périphérique soit directement en rapport avec l'eau , c'est par ce point *seul* que l'absorption des aliments peut avoir lieu. Le doute émis par M. Pouchet nécessitait cependant de nouvelles recherches. En observant des individus *parfaitement vivants* et placés dans de l'eau contenant de fines particules organiques et surtout des Diatomées, j'ai pu voir ces petits organismes entraînés vers l'échancrure ventrale, où ils ne tardent pas à s'accoler contre le protoplasma périphérique du Ceratium. Leur englobement par le parenchyme, bien qu'il ne soit pas immédiat, n'en a pas moins lieu ; mais des observations de ce genre exigent une attention longtemps soutenue et sont difficiles si on songe aux mouvements rapides et incessants des Péridiniens. De cette observation il résulte donc que les Cératiens peuvent absorber des aliments solides, contrairement à l'opinion d'après laquelle la nourriture des Cilio-flagellés consisterait toujours et exclusivement en substances dissoutes.

répartis sur toute son étendue ne sont autre chose que le résultat d'une différence de dépôt. Ces ponctuations, qui existent même dans le sillon transversal, sont disposées suivant des lignes légèrement convexes, de façon que les ponctuations d'une ligne alternent avec celles des lignes sus et sous-jacentes. Tel est le cas, par exemple, de *Cerat. tripos* var. *arcticum* et de *Cerat. furca* (1). D'autres fois, elles n'affectent aucun ordre apparent, comme chez *Cerat. gibberum*, *Cerat. dilatatum* var. *parvum*, etc. Enfin, ces ponctuations que l'on remarque sur tout le corps et même à l'origine des cornes, n'existent pas sur les cornes elles-mêmes.

Outre ces ponctuations, la cuirasse montre un réseau à larges mailles, comme si elle était formée de plaques juxtaposées entre elles ; c'est le cas de *Cerat. limulus* (pl. I, fig. 7) et de *Cerat. hexacanthum* (pl. III, fig. 49).

La cuticule présente enfin des appendices, tels que piquants, cils, etc... que j'ai précédemment décrits.

Parenchyme du corps. — Le contenu cellulaire, de nature protoplasmatique, se différencie en deux régions bien distinctes : l'une périphérique, l'autre centrale.

Le *protoplasme périphérique* est hyalin, homogène, rarement granuleux. Parfois il présente à la surface de fines réticulations, affectant une forme hexagonale ; ces réticulations qui, quelquefois, sont carrées ou triangulaires, peuvent occuper la surface du corps en tout ou en partie et même les cornes (pl. IV, fig. 66). Le protoplasme hyalin a en général un volume bien supérieur à celui du protoplasme central ; on constate, mais assez rarement, le contraire. Parfaitement limité en dehors par la cuticule, il se met en rapport avec l'extérieur : 1° par l'échancrure ventrale ; 2° par le flagellum. Celui-ci, nous l'avons vu, est en effet en continuité manifeste avec ce protoplasme.

Le *protoplasme central* ne se distingue réellement du précédent que par sa nature et sa coloration. Par sa position seule on ne saurait, en effet, le distinguer, car elle est très variable. Entre ces deux sortes de protoplasmes, on ne peut d'abord pas établir une ligne de démarcation bien nette ; car, si souvent le protoplasme granuleux occupe le centre de la cellule, souvent aussi il est comme diffusé dans la masse protoplasmique hyaline. En examinant par exemple le *Ceratium globosum*, le protoplasme granuleux est mathématiquement central et reproduit en petit l'aspect extérieur du corps ; entre les deux est le protoplasme contractile parfaitement limité. Mais il n'en est pas toujours ainsi et le parenchyme central peut apparaître tantôt comme une simple traînée granuleuse au milieu du corps,

---

(1) Claparède et Lachmann. Pl. XIX, fig. 4 et 6. *Étud. sur les Inf. et les Rhizop.*

tantôt comme une traînée se prolongeant dans l'une des trois cornes où elle s'arrête toujours non loin de la base ; il est quelquefois complètement refoulé sur l'une des parois du corps ou même entièrement diffusé dans le corps entier, abstraction faite des cornes ; on ne peut dès lors guère le distinguer du protoplasme hyalin.

De ce que les cornes contiennent toujours et exclusivement du protoplasme hyalin, dont la nature contractile, si évidente chez les Rhizopodes, se manifeste dans les Péridiniens seulement dans le flagellum, il résulte que les cornes des Ceratium doivent être considérées comme des pseudopodes arrêtés dans leurs contours grâce à l'existence d'une enveloppe rigide externe. Ainsi comprises, les cornes rappellent le pseudopode fixateur des Actinophrys et le tentacule des Noctiluques. J'aurai d'ailleurs à revenir sur ce point.

Le protoplasme central est toujours plus ou moins granuleux, jaunâtre et contient assez souvent des gouttelettes graisseuses, sphériques, de volume différent, en nombre très variable.

Le *noyau*, toujours très apparent, est placé tantôt dans le protoplasme central, tantôt dans le protoplasme périphérique, souvent entre les deux. Généralement on le trouve dans la région inférieure du corps ; ce n'est que par exception qu'il est placé au-dessus du sillon transversal. Le *Cerat. obliquum*, le *Cerat. carriense* et certains individus appartenant au *Cerat. pellucidum* sont les seules espèces d'ailleurs chez lesquelles j'ai constaté cette particularité. Dans la région inférieure, le noyau occupe quelquefois la ligne médiane, ou est rejeté sur l'un des côtés, le plus souvent à gauche.

Sa forme est sphérique, ovalaire ou en navette. Son volume est également très variable.

Il est hyalin et homogène, et, lorsqu'il présente une teinte foncée, cette coloration résulte de ce qu'il est entouré par le protoplasme granuleux. Le plus souvent, enfin, il laisse voir un nucléole sphérique, central, rarement excentrique.

Remarquons l'absence de vésicule contractile.

Le parenchyme du corps s'est donc différencié en une région périphérique, chargée des fonctions de relation et une région centrale remplissant les fonctions de digestion. La conctratibilité et la sensibilité de l'Infusoire sont mises en évidence par les mouvements du flagellum, appendice essentiellement extensible et rétractile, se contractant brusquement au moindre contact. Cet organe pourrait être également considéré comme un organe de tact. La locomotion est à son tour assurée par des appendices, résultant de la modification de ce protoplasme et localisés sous forme de cils sur la ceinture transversale. La préhension des aliments s'effectue non seulement grâce à la présence d'une large ouverture, remplissant à la fois les

fonctions de bouche et d'anus, mais encore par les battements des cils et du flagellum, ainsi que par la position particulière de l'échancrure ventrale pendant la locomotion. Quant au noyau, son rôle dans la reproduction sexuelle est bien évident chez la plupart des Protozoaires, mais ce mode de reproduction n'a pas encore été observé chez les Péridiniens.

Phosphorescence. — La phosphorescence des Péridiniens et en particulier des Ceratium, a été annoncée en 1830 par Michaëlis, d'après l'examen du *Cerat. tripos.* Ces expériences ont été confirmées par Ehrenberg chez *Cerat. fusus* et admises par Dujardin. Celles qui ont été faites à ce sujet par Claparède et Lachmann leur ont donné un résultat négatif. Les conclusions de ces éminents naturalistes ne paraissent pas avoir été généralement adoptées et nombre de naturalistes admettent que les Péridiniens luisent dans l'obscurité. Cette opinion est basée uniquement sur ce fait que, lorsqu'on agite de l'eau dans laquelle se trouvent *entre autres animaux* des Péridiniens, on constate quelque trace de phosphorescence. De cette expérience, qu'il est très facile de répéter, il est loin de s'ensuivre que les *Péridiniens* soient phosphorescents. Pour avancer ce fait, il faudrait constater *directement* la phosphorescence chez ces Infusoires. Or, cette observation nous a conduit à des résultats complètement négatifs (1).

## DESCRIPTION DES DIVERSES ESPÈCES DE *CERATIUM.*

### 1° Ceratium tripos Nitsch.

Ceratium tripos, Nitsch, *Beitrage sur Infusorienkunde*, p. 4 (1857)
Cercaria tripos, Müller, *Inf.*, pl. XIX, fig. 22, p. 136.
Tripos Mulleri, Bory, *Encyclop.* (1824).
Cercaria tripos, Michaëlis, *Leuchten der Ostsee* (1830), p. 38, pl. I.
Peridinium tripos, Ehrenberg, *Inf.*, p. 255, pl. XXII, fig. 18.

Bergh (pl. XII, fig. 4-5) a décrit un *Cerat. tripos* bien différent de celui de Claparède par la forme de l'échancrure ventrale. En effet, le bord droit de cette échancrure, au lieu de se rabattre vers la base de la corne gauche, se dirige au contraire vers la corne droite, qu'il n'atteint pas toutefois, et se soude au bord antérieur dorsal du corps. C'est là un caractère qu'on ne peut en somme négliger, car n'est-ce pas un acheminement vers l'échancrure ventrale des *Protoceratium* Bergh?

Le *Cerat. tripos*, très commun dans la mer du Nord, se rencontre assez fré-

(1) Voir plus loin pour ce qui concerne la reproduction des Péridiniens.

quemment dans le golfe de Marseille et se rapporte très exactement à la figure qu'en donne Claparède (1).

Les dimensions du corps et des cornes sont toutefois de beaucoup inférieures à celle qu'indique ce naturaliste. A la surface, sur nombre d'individus, existe un fin réseau protoplasmatique, qui ne semble d'ailleurs jamais intéresser les cornes. Le plus souvent les réticulations manquent complètement.

Sur les parois du corps, on constate souvent un revêtement de petits globules protoplasmiques, semblables à ceux qui sont indiqués dans la figure 2 de la planche XIX (Claparède et Lach.). Mais ces vésicules sont limitées en dehors par la cuticule qui, d'après le dessin des auteurs précités, paraît leur être interne.

Le contenu se divise en une portion périphérique hyaline, homogène, et une portion centrale. Celle-ci est jaunâtre, constituée par un protoplasme fortement granuleux, au milieu duquel est un noyau ovalaire, assez gros, muni d'un nucléole à son centre. La place du noyau paraît être constante, c'est-à-dire qu'on le trouve dans la région inférieure du corps, non loin du côté gauche. En général, de petites gouttelettes graisseuses, en nombre fort variable, avoisinent le noyau.

### 2° Ceratium tripos, var. gracile Mihi.

(Pl. I, fig. 1.)

Cerat. tripos var. gracile, Pouchet (*Cont. à l'étude des Cilio-flagellés*).

Dans ses traits généraux, cette espèce rappelle le *Cerat. tripos*, dont elle n'est pour moi qu'une variété et dont elle ne diffère que par des détails secondaires (2).

La corne inférieure est beaucoup plus grêle et sensiblement plus courte que chez *Cerat. tripos*. En outre, tandis que dans cette dernière sa direction est rectiligne, elle présente ici une courbure du côté gauche. Ce caractère, serait-il constant, ne suffirait pas, à lui seul, à distinguer la variété *gracile*, s'il ne s'en ajoutait d'autres. Il n'est pas rare d'ailleurs de trouver des individus de cette variété dont la corne postérieure soit rectiligne. Le même fait a été observé par Claparède et Lachmann chez *Cerat. tripos*, var. *arcticum* Ehrbrg., dont la corne postérieure peut même être courbée du côté droit, offrant ainsi trois directions différentes.

Les deux cornes antérieures de *Cerat. tripos* se dirigent toujours et d'abord en avant pour se recourber presque immédiatement en arrière et s'arquent de façon

---

(1) *Loc. cit.*, pl. XIX, fig. 2.

(2) M. Pouchet nomme ainsi une variété qu'il a recueillie sur les côtes de Provence. Il ne la figure pas et se borne à dire qu'elle offre « cette particularité que les cornes antérieures, très longues, très fines, présentent de plus une double ondulation bien accusée. »

à rapprocher leurs extrémités, tout en gardant entre elles une similitude parfaite ; mais il n'en est pas de même chez la variété *gracile*, dont les cornes antérieures se dirigent en effet, dès leur origine, directement en arrière, en décrivant une courbure moins prononcée que chez *Cerat. tripos*. Cette disposition se retrouve chez *Cerat. tripos*, var. *arcuatum ;* elle modifie assez profondément l'aspect typique pour considérer les variétés *gracile* et *arcuatum* comme celles qui diffèrent le plus de l'espèce type. La concavité de la corne droite est, en outre, plus accusée que celle de la corne opposée, dont l'épaisseur est moindre. Toutes deux sont enfin plus rapprochées du corps que chez *Cerat tripos*.

Le sillon transversal est oblique et reproduit la disposition particulière de *Cerat. tripos* et de ses variétés *macroceros* et *arcticum*, Ehrbrg. ; il change en effet de niveau pendant son parcours sur la face dorsale, présentant une sorte de dislocation que Claparède compare aux deux moitiés d'une couche disloquée par une faille.

Enfin, tandis que le bord antérieur du corps, situé entre les deux cornes supérieures, est rectiligne chez *Cerat. tripos*, il est convexe chez sa variété *gracile*. Si l'on fait abstraction de la différence d'aspect provenant de la forme particulière de ce bord, la face ventrale reproduit exactement la disposition de *Cerat. tripos*.

Le contenu protoplasmatique, limité par la cuticule, se différencie en deux portions distinctes : l'une est périphérique, hyaline, homogène ; l'autre, occupant les deux tiers du corps, légèrement jaunâtre, granuleuse, se prolonge dans les deux cornes antérieures et dans la corne postérieure sous forme d'une traînée finement granuleuse. Vers le milieu du corps et sous le sillon transversal est un noyau sphérique, muni d'un nucléole central, entouré par le protoplasme digestif. Quant à la cuirasse, elle n'offre rien de particulier, si ce n'est son extrême minceur.

### 3° Ceratium tripos, var. arcuatum Mihi.

(Pl. II, fig. 42.)

Cette variété que j'ai recueillie seulement au vallon des Auffes, où elle paraît être d'ailleurs assez rare, est très voisine du *Cerat. tripos*, var. *gracile*.

La forme du corps et de l'échancrure ventrale, la direction des cornes supérieures et du sillon transversal, le mode d'origine de ces cornes, enfin la convexité du bord antérieur constituent autant de caractères communs à ces deux variétés.

Des modifications secondaires permettent cependant de les distinguer facilement. La plus importante est celle qui tient au mode d'origine des cornes supérieures. Si ces dernières, dès leur naissance, se dirigent en arrière ; si, d'autre part, le bord antérieur est par suite convexe, on voit cependant que dans la variété *arcuatum*, les cornes se détachent plus nettement du corps que dans la variété précédente,

disposition intermédiaire entre l'état présenté par le *Cerat. tripos* et celui qu'offre la variété *gracile.*

En outre, tandis que chez celle-ci la corne postérieure est déviée à gauche, elle est rectiligne dans la variété *arcuatum.*

Chez la variété *gracile*, les deux cornes supérieures ont une longueur sensiblement égale ; chez la variété *arcuatum*, la corne droite est beaucoup plus courte que la gauche. Quoique la longueur des cornes ne puisse en général servir de caractère distinctif entre deux espèces ou deux variétés, il n'en est pas de même du cas actuel. Si les cornes supérieures de la variété *arcuatum* étaient égales entre elles, on devrait, bien qu'elles soient plus longues que celles de la variété *gracile*, les identifier aux cornes de cette dernière. Mais tel n'est pas le cas. La distinction des Péridiniens en genres étant basée surtout sur le nombre des cornes, le raccourcissement de l'une d'elles acquiert dès lors une certaine importance. La variété *arcuatum* se distingue donc à ce point de vue de la variété *gracile.*

Chez celle-là, le protoplasme central affecte aussi une disposition différente. Il s'étend depuis le bord antérieur jusqu'à la base de la corne postérieure. Localisé au milieu du corps et légèrement dévié à droite, il ne pénètre en aucun cas dans les cornes supérieures. Il est granuleux et présente une teinte jaunâtre très prononcée.

Le noyau, muni d'un nucléole central, est situé en arrière du sillon transversal ; il est sensiblement dévié à droite, tandis qu'il était médian dans la variété *gracile.*

### 4° Ceratium tripos, var. macroceros Ehrbrg.

Peridinium tripos, var. macroceros, Ehrbg.
Ceratium tripos, var. macroceros, Clap. et Lachm.

(Pl. II, fig. 41.)

Cette variété, qu'Ehrenberg a le premier signalée dans la mer du Nord, où elle fourmille en compagnie de la variété *arcticum*, Ehrbg. et du *Ceratium tripos*, ne se trouve pas dans le golfe de Marseille, où je l'ai vainement recherchée. Cependant il existe au vallon des Auffes une espèce que j'ai recueillie une seule fois et qui ne diffère de la variété *macroceros* que par l'absence des dentelures qu'on remarque chez cette dernière à la base des cornes. La taille exiguë de cette espèce permet de croire que l'individu capturé est encore très jeune et que l'absence des arêtes cuticulaires ne se forme que lorsque les représentants de la variété *macroceros* ont atteint un certain âge. Aussi je la rapporte à cette dernière variété dont elle possède les principaux caractères.

Cette variété ayant été décrite très rapidement par Claparède et Lachmann (1), je crois utile d'en donner ici la diagnose.

La forme du corps est semblable à celle du corps du *Ceratium tripos ;* mais, tandis que chez celui-ci la paroi gauche décrit une convexité plus prononcée que la paroi opposée, le contraire a lieu chez sa variété *macroceros*.

Les cornes sont longues et minces. La postérieure, en général la plus développée, est rectiligne et se termine en pointe mousse. Son extrémité est quelquefois très légèrement déviée à droite (pl. II, fig. 41). Des deux cornes antérieures, la droite se prolonge plus en avant que celle du côté gauche ; elle se recourbe, à une certaine distance de son origine, pour se diriger en arrière. La corne gauche, dès sa naissance, se dirige en haut et à gauche, de sorte qu'elle est perpendiculaire à la corne précédente supposée prolongée vers le milieu du corps. Comme celle-ci, elle se dirige en arrière dans le reste de son étendue.

Dans l'individu représenté par Claparède et Lachmann, les cornes antérieures, après s'être recourbées en arrière, divergent et adoptent alors une direction presque rectiligne. Elles sont au contraire légèrement tournées en dedans dans la variété *macroceros* de Marseille. C'est là une différence qui, à mon avis, est négligeable.

Le sillon présente dans son parcours sur la face dorsale une sinuosité identique à celle que nous a montrée le *Cerat. tripos*, var. *gracile*. Les cils sont très fins et très nombreux.

L'échancrure ventrale ne diffère pas de celle du *Cerat. tripos*.

Le protoplasme périphérique est très développé ; il est parfaitement hyalin. Il émet à droite un flagellum qui m'a paru court et assez épais. Le protoplasme central, fortement granuleux, est incolore, du moins dans l'individu de Marseille. Il occupe le milieu du corps, où il reproduit en petit l'aspect extérieur du corps, abstraction faite des cornes. Il ne se prolonge pas dans ces dernières. Le nucléus hyalin est placé en arrière du sillon transversal, à gauche, dans le parenchyme central. Il est muni d'un nucléole foncé.

### 5° CERATIUM TRIPOS, var. MASSILIENSE Mihi.

(Pl. I, fig. 2 et 2 *a*.)

Cette espèce, la plus abondante du genre, très voisine de *Cerat. tripos*, var. *macroceros*, peut être considérée comme une sous-variété de cette variété elle-même.

Les cornes sont longues et minces. La longueur des cornes antérieures égale

---

(1) *Loc. cit.*, page 397, pl. 19, fig. 1.

celle de la corne postérieure, dimension constante chez les nombreux types de *Cerat. tripos*, var. *massiliense*, variable au contraire dans la variété *macroceros*, dont les cornes antérieures ont souvent une longueur supérieure à celle de la corne postérieure. Tandis que dans celle-ci, la corne droite se prolonge beaucoup plus en avant que la corne gauche avant de se terminer en arrière, on observe dans celle-là précisément le contraire et quelquefois même, chez certains individus de *Cerat. tripos*, var. *massiliense*, dont la longueur des cornes est moindre, les cornes antérieures se recourbent toutes deux à la même hauteur.

La corne postérieure est rectiligne aussi bien pour la variété *macroceros* que pour la variété *massiliense*. Certains individus de cette dernière présentent quelquefois une corne postérieure d'abord légèrement déviée à droite et vers le milieu de sa longueur tournée sensiblement du côté gauche. Les cornes antérieures sont dans l'une et l'autre variété rectilignes dans leurs deux tiers inférieurs. Quelquefois pourtant, chez la variété *massiliense*, surtout dans les types qui ont les cornes les plus longues, les cornes antérieures décrivent une convexité tournée en dehors, de telle sorte que les extrémités libres, au lieu de diverger, sont légèrement rapprochées l'une de l'autre. Nous avons vu la même disposition chez la variété *macroceros* habitant le golfe de Marseille.

Les dentelures, qui ornent la base des cornes de la variété *macroceros* de la mer du Nord, font ici complètement défaut et la surface externe est entièrement lisse.

La forme du corps varie chez l'une et l'autre de ces variétés. Le corps de *Cerat. tripos*, var. *macroceros*, est un quadrilatère, dont les deux côtés gauches, égaux entre eux, rectilignes, sont plus longs que ceux du côté opposé, qui sont convexes. Chez *Cerat. tripos*, var. *massiliense*, les côtés gauches sont également les plus longs, mais inégaux entre eux, de forme différente : le plus long est convexe, le plus court rectiligne ; quant aux bords droits, ils sont convexes et de longueur inégale. En d'autres termes, la forme du corps est carrée chez la première, ovalaire chez la seconde.

Vu par la face dorsale, le sillon transversal, dont la direction est perpendiculaire à celle des cornes, est sinueux. Rectiligne dans sa moitié droite, il décrit dans sa moitié gauche une concavité qui regarde en avant, de telle sorte qu'il reproduit la dislocation présentée par le *Cerat. tripos* et indiquée plus haut. Il divise le corps en deux moitiés sensiblement égales, asymétriques. A la face ventrale, il existe une large échancrure de chaque côté de laquelle se termine le sillon cilié.

L'ouverture ventrale a une forme ovalaire et occupe presque toute la face ventrale, qu'elle divise en deux parties latérales, la partie gauche étant plus large que son homologue droite. Les bords de l'ouverture diffèrent également de dimensions

et de forme. Le gauche, plus long que le droit, est convexe ; deux petites dépressions le divisent en trois parties inégales dont l'antérieure est la plus courte, la postérieure la plus étendue. Le bord droit est au contraire concave et uni. Le bord postérieur de l'échancrure, le plus court des trois, résulte de la réunion des deux précédents et décrit une concavité dirigée en avant. Le bord opposé n'existe pas et en ce point la bouche est librement ouverte.

Le parenchyme du corps comprend deux parties bien distinctes : la périphérique est un protoplasme hyalin le plus souvent homogène, quelquefois finement granuleux. Le protoplasme central d'un jaune clair est fortement granuleux et forme moins une zone centrale qu'une masse diffuse, au milieu de laquelle est un noyau de forme sensiblement sphérique, fort variable en volume et muni d'un nucléole excentrique et circulaire. Ce noyau est toujours placé dans la moitié inférieure du corps; mais il est davantage rapproché tantôt de la paroi gauche, tantôt de la paroi opposée, quelquefois même il est placé au milieu du corps. La première de ces positions est cependant la plus commune. Au-dessous du noyau se trouvent de petites gouttes brillantes, disposées ou non en plusieurs groupes, en nombre très variable. Souvent aussi ces gouttelettes d'huile font entièrement défaut.

### 6° Ceratium tripos, var. inflexum Mihi.

(Pl. III, fig. 44)

Cette variété se trouve assez fréquemment au vallon des Auffes. Elle habite également les environs de Carry et ceux de Ratoneau.

Si on place cette variété de façon que le plus grand diamètre du corps soit horizontal et perpendiculaire au diamètre transversal, la corne postérieure se dirige franchement à gauche, en décrivant une courbe à peine sensible. Les deux cornes antérieures se dirigent d'abord en haut et en dehors, c'est-à-dire divergent dès leur origine. Elles changent ensuite de direction et se rabattent en arrière, mais différemment. La corne droite, en effet, après avoir décrit une courbe à concavité postérieure et interne, devient rectiligne et sensiblement parallèle à la corne postérieure. La corne gauche, un peu plus courte que son homologue du côté opposé, devient également rectiligne vers le tiers inférieur de son étendue, mais, au lieu d'être parallèle à la corne postérieure, se dirige en dehors et lui est oblique.

Cette variété se rapproche donc assez de la variété *massiliense*. En comparant la direction des cornes chez ces deux variétés, on voit cependant que la direction des cornes antérieures, bien que semblable dans l'ensemble, diffère dans les détails, et que la corne postérieure, déviée à droite dans la variété *massiliense*, est concave à gauche dans la variété *inflexum*.

La forme du corps est identique et si le sillon transversal, dans son parcours sur la face dorsale, ne diffère également pas, il n'en est pas de même quand on examine les extrémités de ce sillon à la face ventrale. Tandis, en effet, que dans la variété *massiliense* les deux extrémités sont placées en face l'une de l'autre, elles sont au contraire portées à des niveaux différents dans la variété *inflexum*. En outre, concaves en avant dans celle-là, les extrémités sont dans celle-ci, la droite concave en arrière et la gauche concave en avant. Enfin les cils occupent dans la variété *inflexum* la même place que dans la plupart des Péridiniens.

L'échancrure ventrale se prolonge chez ces deux variétés bien en arrière du sillon transversal et se termine presque à la naissance de la corne postérieure. Elle est cependant plus évasée en avant et plus arrondie en arrière dans la variété *inflexum*. Les sinuosités des bords qui limitent latéralement cette échancrure sont enfin plus nombreuses et différentes dans cette dernière.

Le protoplasme central, granuleux, finement jaunâtre, occupe la plus grande partie du corps, dont il reproduit l'aspect extérieur. Il se prolonge dans les cornes, non loin de la base desquelles il s'arrête, faisant place au protoplasme périphérique hyalin qui l'entoure de toutes parts. Le noyau, pourvu d'un nucléole central, est situé dans la région inférieure du corps; il est dévié à droite.

### 7° Ceratium tripos, var. inæquale Mihi.

(Pl. I, fig. 3.)

Cette espèce est complètement hyaline; seule, la partie centrale présente une légère teinte foncée.

Les cornes sont très longues, plus minces encore que celles de la variété précédente. La longueur des cornes n'est pas la même pour toutes : la droite est la plus longue, l'inférieure un peu plus courte que la corne antérieure gauche. En outre, tandis que dans les variétés précédentes, les cornes antérieures se dirigent en arrière plus ou moins loin de leur origine, ici elles regardent en avant dans toute leur étendue. La corne gauche est rectiligne et perpendiculaire au sillon transversal ; celle du côté droit, sinueuse, décrit deux concavités internes, que sépare une concavité externe, de sorte que sa direction est oblique par rapport au sillon cilié et son extrémité libre tournée vers la partie interne du corps. La corne postérieure n'est plus rectiligne comme chez les variétés précédemment décrites, mais est, dès son origine, rejetée du côté gauche. Elle décrit ensuite une concavité regardant en haut et en dehors et se continue en formant un arc de cercle, de façon à ce que son extrémité libre soit rapprochée de la corne antérieure gauche.

Le sillon transversal présente à la face dorsale un changement de niveau, sorte

de dislocation qui est moins accentuée que chez le *Cerat. tripos*, var. *massiliense.* Sa largeur est en outre bien inférieure à celle que le sillon cilié nous a jusqu'ici présentée.

Très souvent on aperçoit dans cette variété, et occupant la face dorsale, de fines réticulations protoplasmiques, affectant en général une forme hexagonale. La forme carrée ou triangulaire est moins commune que la précédente. Les réticulations occupent la plus grande partie de la face dorsale, y compris la base des deux cornes antérieures, et sont limitées inférieurement par une ligne convexe, qui part de l'extrémité droite du sillon transversal et se termine à la base de la corne postérieure, sur la paroi opposée.

A l'union de la corne postérieure avec le côté droit du corps, la cuticule présente quatre petits piquants, qui ne paraissent avoir aucun rapport avec le parenchyme. Ces piquants font défaut à certains types de cette variété.

Le protoplasme central, granuleux, plus foncé que le protoplasme périphérique, est diffusé dans tout le corps, et le point où il est le plus compacte se trouve placé à droite, entre les deux cornes antérieures. Cependant le noyau sphérique occupe sa position ordinaire, c'est-à-dire qu'il est placé au-dessous du sillon transversal et légèrement dévié à gauche. Il est muni d'un petit nucléole central et en général est accompagné de petites gouttelettes de nature graisseuse.

Remarquons enfin que le flagellum, qui existe chez toutes ces variétés de *Cerat. tripos*, est le plus souvent contracté : voilà pourquoi je ne l'ai le plus souvent pas figuré.

### 8° Ceratium tripos, var. typicum Mihi.

(Pl. II, fig. 36.)

Cette variété, que j'ai recueillie uniquement au vallon des Auffes, où elle se rencontre très rarement, se rapproche beaucoup du *Cerat. tripos*, var. *massiliense.*

La forme du corps, la direction du sillon transversal et de la corne postérieure, ainsi que la disposition de l'échancrure ventrale ne diffèrent pas dans l'une et l'autre de ces variétés, qui se distinguent entre elles toutefois par certains caractères.

Le plus évident est celui qui tient à la direction des cornes antérieures. Tandis que dans la variété *massiliense*, la corne gauche se prolonge beaucoup plus en avant que la corne droite avant de se recourber en arrière, le contraire s'observe dans la variété *typicum.* De plus, l'angle d'écartement des cornes est dans cette dernière plus grand que dans celle-là. Enfin, au lieu que la corne antérieure gauche soit presque parallèle à la corne postérieure, elle lui est oblique dans la variété *typicum.*

Le protoplasme central n'est pas diffusé sous forme de granules dans le paren-

chyme hyalin, mais reproduit, bien qu'imparfaitement, les contours extérieurs du corps. Il se prolonge assez avant dans la corne antérieure droite. Il est granuleux et d'un jaune très clair. Le noyau, de forme ovalaire, est placé au niveau du sillon cilié, mais il est contenu en grande partie dans la région inférieure du corps. Il est légèrement dévié à gauche. Le nucléole qu'il contient est foncé. Le parenchyme périphérique est beaucoup moins volumineux que dans la variété *massiliense*. Le flagellum, à demi contracté, naît à la base de la corne antérieure droite.

### 9° Ceratium tripos, var. contrarium Mihi.

(Pl. III, fig. 51.)

J'ai rencontré cette variété au vallon des Auffes ; elle existe également à Carry et dans le voisinage des îles Ratoneau et Pomègue. Elle m'a paru assez rare.

Les caractères qu'elle présente sont précisément des caractères contraires à ceux de la variété précédente. Dans celle-ci, nous avons vu que le côté droit est plus convexe que le côté opposé ; que la corne antérieure droite se dirige à sa naissance plus en avant que la corne gauche et que le nucléus est dévié à droite ; dans celle-là, au contraire, le côté gauche est plus renflé que son homologue droit, la corne antérieure gauche est plus relevée que la corne droite, et le noyau est rejeté à gauche. Le sillon transversal, bien que changeant de niveau le long de la face dorsale, change enfin d'une façon tout opposée si on compare la ceinture vibratile de ces deux variétés.

Le point d'origine du flagellum et l'échancrure ventrale seuls sont semblables dans ces deux formes.

Dans la variété *contrarium*, le protoplasme central présente, disséminés dans sa masse, des espaces plus clairs qui sont occupés par du protoplasme hyalin. Le nucléus et le nucléole sont transparents.

Telles sont les diverses formes que j'ai cru devoir rapporter au *Cerat. tripos* Nitsch. Elles ont toutes comme caractères communs un sillon transversal nettement disloqué à la face dorsale, des cornes supérieures rabattues en arrière dès leur naissance ou à une certaine distance de celle-ci, un corps ovalaire et des cornes dont la longueur et la minceur sont caractéristiques.

De cette espèce, que je considère pour le moment comme le type du genre, procèdent des formes qui s'éloignent de plus en plus soit par le mode de flexion et la direction des cornes, soit par l'atrophie plus ou moins complète de l'un de ces prolongements.

Les cinq espèces ou variétés, dont la description suit, sont sans aucun doute

des modifications du *Cerat. tripos*, var. *gracile*, modifications ayant trait à la direction du sillon transversal et au rapprochement des cornes supérieures des parois du corps.

### 10° Ceratium limulus Mihi.

Cerat. tripos var. limulus, Pouchet (*Contr. à l'étude des Cilio-flagellés*, p. 424, loc. cit.)

(Pl. I, fig. 7.)

Cette espèce (1), qui paraît être assez peu abondante dans le golfe de Marseille (vallon des Auffes et Carry), présente une symétrie bilatérale parfaite. Elle a la forme d'un ovoïde, dont la petite extrémité, placée à la partie inférieure, serait tronquée, et le gros bout antérieur convexe. Celui-ci se confond insensiblement avec le bord externe des cornes supérieures. Les parois droite et gauche du corps sont divisées en deux moitiés inégales par la ceinture ciliée, qui est davantage rapprochée de la moitié antérieure. Celle-ci est un peu plus longue à droite; la moitié inférieure présente de part et d'autre vers le milieu de sa longueur une dépression très accentuée.

Les cornes antérieures assez larges dépassent à peine la longueur du corps. Elles se dirigent immédiatement en arrière, direction qu'elles conservent dans toute leur étendue, en décrivant un arc de cercle, de telle sorte que l'extrémité inférieure est légèrement rabattue en dedans. De la concavité du bord postérieur tronqué du corps part une corne inférieure, rectiligne, effilée à son extrémité libre, perpendiculaire au sillon transversal. Sa longueur est sensiblement égale à celle des cornes antérieures. Elle rappelle la tige des Limules.

Le sillon transversal est une large ceinture ciliée, convexe, à bords unis et se rabattant à la face ventrale, où il se termine de chaque côté de l'ouverture buccale.

Des réticulations très volumineuses s'observent à la face dorsale; elles appartiennent non au protoplasme périphérique, mais à la cuticule.

Le contenu du corps est un protoplasme hyalin et homogène, entourant une masse centrale jaune-clair, granuleuse, au dessous du sillon transversal et qui se prolonge dans le tiers inférieur de la corne postérieure. Au milieu de ce protoplasme central est un noyau circulaire légèrement aplati, hyalin et muni d'un nucléole central circulaire. Le noyau se trouve un peu au-dessus de la corne postérieure, non loin de la paroi gauche du corps.

---

(1) Le *Cerat. tripos* var. *Limulus* diffère du *Cerat. Limulus* par la déformation qu'il présente au point d'origine de la corne antérieure gauche et par la direction de ce prolongement. On peut considérer la variété découverte par M. Pouchet comme une monstruosité du *Cerat. Limulus*.

### 11° Ceratium gibberum Mihi.

(Pl. II, fig. 35 et 35 a.)

Cerat. tripos var. megaceros, variétés A et B, Pouchet, *Contr. à l'étude des Cilio-flagellés*, p. 421.

Cette espèce est assez fréquente le long de la côte de Marseille, depuis le vallon des Auffes jusqu'à l'entrée du vieux port. Elle habite également la calanque de Morgilet et les environs de Carry.

En la rapprochant du *Cerat. tripos* var. *gracile*, on voit immédiatement l'étroite ressemblance qui existe entre ces deux Ceratium, surtout au point de vue de la direction des cornes. La corne postérieure, plus large et moins longue que dans la variété *gracile*, décrit une courbe dont la concavité est tournée à gauche. La corne supérieure droite, rabattue en arrière dès son origine, est identique en tous points à son homologue de la variété *gracile*. Quant à la corne supérieure gauche, il faut la concevoir comme primitivement identique à la corne gauche de cette variété, mais ayant subi dans la suite une flexion qui a porté l'extrémité libre vers la paroi gauche du corps. Cette flexion d'ailleurs n'est pas toujours aussi prononcée que le montre la figure 35, et l'individu représenté figure 35 a établit une sorte de transition entre cet état extrême et celui qu'offre la variété *gracile*. Enfin, la convexité du bord antérieur du corps ainsi que la forme de l'échancrure ventrale constituent une nouvelle liaison entre cette variété et le *Cerat. gibberum*.

Là toutefois s'arrête la ressemblance.

Le sillon transversal forme une large gouttière qui décrit à la face dorsale une courbe à convexité antérieure. La dislocation caractéristique de ce sillon chez le *Cerat. tripos* n'existe pas; cependant, vers le milieu de son parcours à la face dorsale, le sillon cilié du *Cerat. gibberum* montre le reste d'un angle qui serait devenu de plus en plus obtus jusqu'à disparaître presque complètement. A la face ventrale, les extrémités du sillon occupent des niveaux différents et reproduisent la particularité que le *Cerat. tripos* var. *inflexum* nous a montrée.

Le corps est pour ainsi dire déformé, car le bord antérieur et le bord droit sont renflés outre mesure, surtout le premier, tandis que la paroi gauche est concave.

La cuticule est très épaisse. Elle présente, à la face dorsale et antérieure, des lignes plus ou moins sinueuses et très nettes. Dans la région inférieure du corps, cette enveloppe forme un certain nombre de carrés placés côte à côte et dont les côtés se continuent ou non jusque dans le sillon transversal. Outre ces ligne et ces carrés, la cuticule présente sur les deux faces, abstraction faite des cornes qui en

sont dépourvues, de petits espaces circulaires très nombreux, n'affectant aucun ordre apparent et identiques à ceux qui ornent la cuirasse des variétés *sinistrum* et *contortum*. Enfin, cette cuticule se continue de chaque côté du corps, uniquement dans la région inférieure, de manière à former des ailes ou crêtes latérales, dans lesquelles le parenchyme du corps ne pénètre pas.

Ce parenchyme se différencie en deux protoplasmes de nature différente, mais qui sont intimement mélangés. La coloration jaune, que la plupart des espèces ou variétés précédemment décrites nous ont montrée, fait ici complètement défaut. Le noyau assez volumineux a une forme ovalaire; il est hyalin et présente un nucléole central. Il se trouve presque immédiatement après le sillon transversal, à gauche du corps. Enfin, très souvent on constate la présence de volumineuses vésicules huileuses.

Cette espèce, qu'on pourrait au premier abord rapprocher de la variété *tripos* de Bergh (*loc. cit.*, fig. 26, pl. 14) en diffère non seulement par la régularité et la direction du sillon transversal, mais encore par la forme bien différente de l'échancrure buccale. Il est inutile d'insister encore ici sur la valeur de pareils caractères.

### 12° Ceratium gibberum var. contortum Mihi.

(Pl. II, fig. 33.)

Cette variété a été recueillie au vallon des Auffes et dans le voisinage de Carry. Elle ne se rencontre qu'assez rarement.

Le corps n'est pas déformé comme dans le *Cerat. gibberum* et il est assez semblable à celui de *Cerat. tripos* var. *gracile*.

La corne postérieure et la corne supérieure droite présentent la même direction que celles du *Cerat. gibberum ;* mais ici la flexion qui, chez cette dernière espèce, porte la corne vers la paroi gauche du corps, a été plus énergique et cette corne, dont la longueur est assez considérable, après avoir décrit une concavité tournée en arrière et en dedans, se dirige vers la face ventrale, la dépasse et se termine à une faible distance de l'origine de la corne postérieure, en dessinant une courbe postérieure très peu sensible.

Le sillon transversal est identique à celui du *Cerat. gibberum*. Ses extrémités ventrales ne diffèrent de celles de cette dernière espèce que par ce fait seul que l'extrémité gauche du sillon est concave en bas, au lieu de l'être en haut.

L'échancrure ventrale ne diffère que par sa plus grande largeur.

La cuticule, dépourvue des lignes, des carrés et des crêtes latérales qui ornent la cuirasse du *Cerat. gibberum*, présente, comme celle-ci, de petits espaces clairs identiques à ceux de cette espèce et répartis sur les deux faces du corps.

Le protoplasme central, granuleux, légèrement jaunâtre, est ramassé en une seule masse en forme de croissant et contenue en grande partie dans la région inférieure du corps. Le noyau n'est pas visible.

Le protoplasme périphérique est complètement hyalin et constitue presque à lui seul tout le contenu.

### 13° Ceratium gibberum var. sinistrum Mihi.

(Pl. II, fig. 34.)

Cerat. tripos var. dispar, Pouchet. *Cont. à l'étude des Cilio-flagellés*, p. 423, fig. D.

Elle se trouve au vallon des Auffes, où elle me paraît être cantonnée.

Elle est plus voisine du *Cerat. gibberum* que la variété précédente. La déformation du corps et la gibbosité du bord antérieur sont ici très manifestes.

Le sillon transversal est oblique à l'axe du corps. Il décrit à la face dorsale une courbe très peu sensible qui, se rabattant à la face ventrale, se termine de chaque côté de l'échancrure buccale. Ses extrémités ne diffèrent pas de celles du *Cerat. gibberum.*

La corne postérieure ne se délimite pas très nettement du corps à son origine. Elle est aussi longue, mais plus large que celle de la variété *contortum.*

La corne supérieure droite est très robuste et a une direction semblable à celle de *Cerat. gibberum* et de sa variété *contortum.*

La corne supérieure gauche rappelle la corne homologue de cette dernière variété. Elle a en effet la forme d'une *S*, qui est cependant mieux prononcée que dans la variété *contortum* et, au lieu de passer sous la face ventrale, elle s'applique contre la face dorsale.

La cuticule a les mêmes ornements que la variété *contortum.*

Le protoplasme central, granuleux et jaunâtre, reproduit en petit l'aspect du corps. Le noyau assez volumineux est placé dans la région inférieure du corps, sur la ligne médiane. Il contient un nucléole brillant. Le protoplasme périphérique enfin est hyalin et limite de toutes parts le parenchyme central.

### 14° Ceratium hexacanthum Mihi

(Pl. III, fig. 49 et 49 a.)

Cette espèce provient du vallon des Auffes, où je ne l'ai recueillie qu'une seule fois.

On peut la considérer comme intermédiaire entre le *Cerat. gibberum* var. *contor-*

*tum* et les *Ceratium à cornes supérieures latérales*, dont la description est plus loin (*Ceratium parvum*, *minus* et *carriense*).

La forme du corps présente une analogie frappante avec le *Cerat. gibberum* var. *contortum*. Le bord antérieur en effet est convexe comme dans cette variété et la paroi droite n'existe que dans la région inférieure du corps. Quant à la paroi gauche, elle se continue au-dessous du sillon transversal; mais, tandis que la portion supérieure est réduite dans la variété *contortum*, elle est plus développée que la portion postérieure dans le *Cerat. hexacanthum*.

Le sillon transversal décrit également une courbe à concavité postérieure.

Les différences sont cependant nombreuses.

La corne postérieure, très mince, est légèrement déviée à gauche; la déviation de cette corne dans la variété *contortum* est au contraire très accusée.

La corne supérieure gauche décrit une courbe à concavité postéro-interne, de façon que l'extrémité libre soit rapprochée du corps. Le contraire a lieu dans la variété *contortum*. En outre, cette corne, à son origine, au lieu de se rabattre directement en arrière, se dirige en haut et en dehors, mais elle ne tarde pas à s'infléchir.

La corne supérieure droite de *Cerat. hexacanthum* offre les mêmes courbes que la corne homologue de la variété *contortum*; mais, au lieu de se rabattre en arrière, elle se dirige latéralement, de sorte qu'elle est perpendiculaire au grand axe du corps. Il semble que la corne gauche du *Cerat. gibberum* var. *contortum* a été ramenée vers la partie supérieure.

L'extrémité droite du sillon transversal est concave en arrière, la gauche concave en haut. Elles sont toutes deux concaves en arrière dans la variété *contortum*. Tandis que dans celle-ci, ces extrémités sont situées à des niveaux bien différents, elles sont presque en face l'une de l'autre dans le *Cerat. hexacanthum*, disposition que les *Cerat. minus*, *parvum* et *carriense* présentent également.

La cuticule montre deux sortes d'ornements : des piquants et des espaces polygonaux. Les piquants, au nombre de six, occupent le bord antérieur et sont peu développés. Les espaces polygonaux qui n'intéressent pas les cornes ont six, cinq ou trois côtés. Ils occupent à la face dorsale la région inférieure tout entière et la plus grande partie de la région supérieure.

L'échancrure ventrale est particulière en ce sens qu'au lieu de s'ouvrir librement en avant, elle est limitée en ce point par le rabattement à la face ventrale du côté antérieur dorsal. En d'autres termes, elle n'est plus en fer à cheval, mais forme un véritable trou dont la présence constante se retrouve dans certains genres de Péridiniens.

Le parenchyme du corps, que je n'ai pas figuré pour rendre plus nettes les réticulations circulaires, se différencie en un protoplasme hyalin et en un protoplasme

granuleux, foncé, diffusé dans le second sous forme de petites granulations. Le noyau est rejeté à gauche, en arrière du sillon transversal. Il est ovalaire et contient un petit nucléole central.

Dans les espèces qui précèdent, on constate que le sillon transversal, disloqué chez le *Cerat. tripos* et ses nombreuses variétés, tend à perdre ce caractère et à former une ceinture convexe à la région dorsale, tandis qu'il continue à être disloqué à la face ventrale, bien qu'à un degré moindre. Cet état persiste dans les *Ceratium à cornes supérieures et latérales*, c'est-à-dire dans les *Cerat. carriense, parvum* et *minus*.

D'autre part, les cornes supérieures, rabattues sans exception en arrière chez le *Cerat. tripos* et ses variétés, état encore plus prononcé chez les différentes formes de *Cerat. gibberum* et les espèces voisines, tendent au contraire à se diriger en haut et latéralement chez les *Cerat. carriense* et *parvum*. Cette direction, que nous a montrée imparfaitement le *Cerat. hexacanthum*, est réalisée chez le *Cerat. minus*. Cette dernière espèce conduit donc aux Ceratium à cornes supérieures dirigées en avant (*Cerat. globosum*, etc.).

### 15° Ceratium carriense Mihi.

(Pl. IV, fig. 57.)

Le *Cerat. carriense* se trouve assez fréquemment à Carry. On le rencontre quelquefois aussi au vallon des Auffes.

On peut le considérer comme un *Cerat. tripos* dont le sillon transversal présente à la face dorsale une dislocation tout-à-fait opposée à celle de cette dernière espèce, et dont les cornes supérieures sont dirigées latéralement.

La forme du corps ne diffère pas trop de celle du *Cerat. tripos* var. *massiliense*, et l'identité entre ces deux espèces au point de vue morphologique est très manifeste si on suppose le sillon transversal de *Cerat. carriense* concave en bas, au lieu de l'être en haut.

A la face ventrale, les extrémités de ce sillon reproduisent la particularité du *Cerat. hexacanthum* et celle que nous présenteront les *Cerat. parvum* et *minus*.

Les cornes supérieures divergent dès leur origine. Elles se dirigent d'abord en haut et latéralement, puis en arrière et en dehors. Cette dernière direction est plutôt latérale que postérieure.

La corne inférieure est rectiligne et postérieure.

L'échancrure ventrale n'offre rien de particulier; elle ressemble en tous points à celle du *Cerat. tripos* var. *inflexum*.

Le protoplasme central, légèrement jaunâtre, est granuleux. Il reproduit assez imparfaitement l'aspect extérieur du corps et se prolonge dans les cornes où il ne

tarde pas à se terminer. Il entoure un noyau très volumineux. Celui-ci est placé au-dessus du sillon transversal, vers la ligne médiane ; il est légèrement dévié à droite. Il est foncé et paraît granuleux par suite de sa position dans le protoplasme central. Le nucléole est brillant. Le parenchyme périphérique enfin, complètement transparent, émet, non loin de la base de la corne supérieure droite, un flagellum assez long.

### 16° Ceratium parvum Mihi.

(Pl. I, fig. 10.)

Le corps est un ovoïde dont le petit bout est inférieur et l'extrémité opposée légèrement concave.

Des deux cornes antérieures, celle de droite, dont la forme est cylindrique, est la plus courte. Elles n'ont pas non plus la même direction. La corne droite se dirige en haut et à droite, en décrivant une convexité, d'ailleurs peu accentuée, sur son bord interne. La corne opposée se dirige latéralement du côté gauche, de façon à décrire une concavité très nette qui regarde en bas et en dehors. La corne postérieure enfin, moins large et moins longue que les précédentes, est déviée vers le côté droit ; son extrémité libre est taillée en biseau, disposition assez rare chez les diverses espèces du genre, dont la corne postérieure est ou effilée à son sommet ou bien cylindrique.

Le sillon transversal peu épais divise le corps en deux moitiés inégales, l'inférieure ayant un volume moindre que la moitié supérieure. Il est lisse et décrit un demi-tour de cercle régulier.

Le protoplasme central, granuleux et jaunâtre, constitue une masse compacte qui se prolonge à la base des cornes antérieures. Le noyau, situé au-dessous du sillon transversal, touche presque la paroi gauche du corps. Il est volumineux, ovalaire, muni d'un petit nucléole à son centre.

De la base de la corne antérieure droite part un flagellum court et droit, sans doute aux trois quarts contracté, car chez certains individus de cette espèce la longueur est bien supérieure à celle de la figure 10.

Parmi les divers types de *Cerat. parvum* recueillis au vallon des Auffes, le 4 novembre 1881, quelques-uns montraient à leur surface un fin réseau protoplasmique hexagonal.

### 17° Ceratium minus Mihi.

(Pl. I, fig. 11.)

Cette espèce, dont la taille est inférieure à celle de *Cerat. parvum*, a un corps

en forme de cone, à sommet postérieur, à base antérieure concave. La paroi droite du corps est plus ventrue que celle du côté opposé.

La corne inférieure est ici très rudimentaire ; elle n'est simplement représentée que par le sommet du cône, qui se distingue à peine du reste du corps. Des deux prolongements antérieurs, celui de droite est le plus développé et le plus net ; la corne gauche est une petite saillie conique dirigée franchement à gauche, en avant et un peu latéralement. La corne droite, en forme de bec, se dirige à droite et en avant, décrivant une concavité postérieure et externe. La direction latérale des cornes supérieures est donc ici complètement réalisée.

A la base de la corne gauche naît, du parenchyme périphérique, un très petit flagellum.

Le sillon transversal, garni de cils longs et nombreux, et une ceinture assez large, décrivant un demi-cercle à la face dorsale, comme chez l'espèce précédente ; il se rabat ensuite à la face ventrale. Là, il se termine de chaque côté de l'ouverture buccale, de manière à ce que ses deux extrémités ne soient pas placées vis-à-vis l'une de l'autre, comme si les deux moitiés du sillon avaient été disloquées. C'est une disposition semblable à celle que le *Cerat. parvum* et le *Cerat. carriense* présentent.

L'échancrure ventrale a la forme d'un cylindre dont le côté gauche montre une petite proéminence vers la partie antérieure.

Le protoplasme périphérique, homogène et hyalin, occupe la plus grande partie du corps. Le parenchyme central, plus ramassé vers le côté droit, granuleux et jaune, entoure un gros noyau circulaire, placé au-dessous du sillon transversal, davantage rapproché du côté droit et muni d'un nucléole excentrique.

Après avoir passé en revue les diverses espèces dont les cornes supérieures ont une direction latérale, il me reste à examiner celles dont les cornes sont franchement dirigées en avant. L'espèce que l'on peut choisir pour type est sans contredit le *Cerat. globosum*. Mais ce type a subi de nombreuses modifications que je signalerai à mesure que je décrirai les divers *Ceratium à cornes supérieures* dirigées en avant.

### 18° Ceratium globosum Mihi.

(Pl. I, fig. 4.)

Cette espèce est très rare. Je ne l'ai recueillie qu'une seule fois au vallon des Auffes, en décembre 1881. Depuis cette époque, je n'ai pu la rencontrer soit dans ce vallon, soit dans quelque autre point du golfe de Marseille.

La forme du corps est celle d'un ovoïde dont le gros bout aurait été tronqué et serait antérieur. Cette extrémité est rectiligne, très légèrement concave et se

prolonge de chaque côté en une corne. L'extrémité la plus mince de l'ovoïde se prolonge aussi inférieurement par une corne, séparée à sa base du reste du corps par un rétrécissement assez prononcé. Le corps présente en somme une forme très régulière, parfaitement symétrique.

Les cornes sont excessivement réduites, comparées à celles de *Cerat. tripos* et de ses variétés; elles sont également très minces. Les cornes supérieures se dirigent en avant dans toute leur étendue, rappelant en cela le *Cerat. tripos inæquale;* en aucun cas, elles ne se recourbent en arrière. Elles divergent entre elles, celle de droite étant un peu plus courte que celle du côté opposé. Cette dernière présente une concavité interne à peine indiquée et, à son extrémité libre, est légèrement déjetée en dehors. Quant à la corne droite, elle décrit un concavité externe dans ses deux tiers inférieurs et dévie à gauche dans le reste de son étendue.

La corne postérieure, plus épaisse et plus courte, est rectiligne. Contrairement à ce qu'on observe pour les cornes antérieures, son diamètre est partout invariable. Elle se dirige en arrière perpendiculairement au sillon transversal.

Celui-ci, placé au milieu du corps, décrit un demi-cercle parfait, sans présenter *ni sinuosité ni changement de niveau.* Il est remarquable par sa largeur, bien supérieure à celle qu'offre ce sillon chez les diverses variétés de *Cerat. tripos*. Par contre, les cils dont il est muni sont très fins et courts.

De la base de la corne antérieure droite part un petit flagellum à contours sinueux. Tel qu'il est représenté, il est sans doute aux trois quarts contracté, cet appendice étant en général fort développé dans l'extension complète.

Le parenchyme cellulaire se différencie en deux portions très distinctes, non seulement par la différence de structure, mais aussi par leur position respective qui est typique. Le protoplasme hyalin, parfaitement homogène, occupe la périphérie du corps, ainsi que l'intérieur des cornes. Il limite un protoplasme central, jaune pâle, granuleux, qui reproduit en miniature la forme du corps et présente, plongé dans sa masse, un noyau hyalin, sphérique, assez volumineux, muni lui-même d'un nucléole central. Le noyau est placé au-dessous de la ceinture ciliée et davantage rapproché du côté gauche.

### 19° Ceratium depressum Mihi.

(Pl. I, fig. 5.)

La forme du corps est celle d'un ovoïde, dont la grosse extrémité antérieure serait tronquée et l'un des bords parfaitement déprimé dans sa moitié inférieure. Le bord opposé est, par contre, ventru en ce point. Le bord antérieur, dorsal,

concave, se prolonge de chaque côté en une corne. A l'extrémité postérieure, le corps se continue également sous forme de corne.

Des deux prolongements antérieurs dont la direction est rectiligne dans toute leur étendue, celui de droite est le plus court et diverge moins que celui de gauche. La corne inférieure, aussi mince que les précédentes, est de beaucoup la plus longue, rectiligne, dirigée en arrière et perpendiculaire au sillon transversal.

La ceinture vibratile, peu large, munie de longs cils assez espacés entre eux, est régulière, c'est-à-dire qu'elle décrit un demi-tour de cercle sans présenter la moindre particularité. Elle s'interrompt de chaque côté de l'ouverture ventrale, non loin du bord postérieur de cette échancrure.

Celle-ci a la forme d'un fer à cheval dont le bord concave est postérieur, arrondi, les branches latérales étant lisses; le bord antérieur qui unirait ces deux branches n'existe pas.

Le protoplasme central, granuleux et jaunâtre, occupe presque entièrement les deux tiers antérieurs du corps; le reste est occupé par du protoplasme homogène hyalin. Le noyau est situé au-dessous du sillon transversal, légèrement à gauche; il est sphérique, diaphane, partout homogène, avec nucléole central.

Parmi les nombreux types de cette espèce recueillis le 4 novembre 1882, il ne m'a pas été possible de constater la moindre modification à la description précédente, tant pour la longueur et la direction des cornes que pour la forme du corps et la position respective du parenchyme et du noyau.

### 20° Ceratium obliquum Mihi.

(Pl. I, fig. 6.)

Le corps est un quadrilatère dont les deux bords latéraux sont convexes, ainsi que le bord postérieur. Le côté opposé à ce dernier, rectiligne, est oblique par rapport à l'axe vertical du corps. Des deux bords latéraux, celui de gauche est le plus long et il est en même temps plus ventru que celui de droite. Quant au côté postérieur, il est divisé par une corne en deux moitiés égales, mais placées à des niveaux différents.

A l'union des bords latéraux et du bord antérieur dorsal sont deux cornes rectilignes, parallèles entre elles, dirigées à gauche de façon à être obliques; elles sont minces, de longueur inégale; celle de gauche est la plus développée. Quant à la corne postérieure, la plus longue des trois, elle est très légèrement arquée et déviée à droite.

Le sillon transversal, assez épais et garni de longs cils espacés, décrit un arc de cercle dont la direction est oblique à l'axe vertical du corps, qu'il divise en

deux parties inégales, l'inférieure occupant le plus grand volume. Comme dans les deux espèces précédentes, les extrémités du sillon transversal sont placées en face l'une de l'autre à la face ventrale.

Le parenchyme cellulaire est en grande partie constitué par une masse plasmique, jaunâtre, granuleuse, à côté de laquelle se distingue un noyau hyalin, en forme de navette, à nucléole central et dont la position ne rappelle plus celle que l'on observe en général chez les diverses espèces du genre. Il est en effet placé au-dessus du sillon transversal et à droite du corps, non loin de la naissance de la corne droite antérieure. Le protoplasme hyalin, homogène, est très réduit; il occupe l'intérieur des cornes et se remarque également dans le voisinage du noyau. Près de celui-ci naît un court flagellum.

Comme l'espèce précédente, le *Cerat. obliquum* paraît être cantonné au vallon des Auffes. Ses représentants sont d'ailleurs assez peu abondants.

### 21° Ceratium procerum Mihi.

(Pl. I, fig. 8.)

Le corps est fusiforme, pointu à l'extrémité postérieure, arrondi à l'extrémité opposée. Tandis que le côté gauche est régulier, le côté droit, convexe comme lui, présente une dépression au niveau du sillon transversal et une convexité moins prononcée vers les deux tiers inférieurs.

Les cornes supérieures sont très minces et courtes, effilées à leur terminaison, de longueur égale, dirigées en avant dans toute leur étendue. La corne droite est rejetée à droite, celle de gauche à gauche. Quant à la corne postérieure, elle ne se distingue pas à sa base très nettement du corps et dévie sensiblement vers la droite.

Un sillon transversal circulaire, garni de cils longs et nombreux, d'une largeur très faible, divise le corps en deux parties inégales, l'inférieure ayant un volume plus grand que celui de la partie antérieure.

Le protoplasme granuleux occupe une large étendue; sa teinte est jaune clair. Il entoure un noyau ovalaire, muni à son centre d'un nucléole sphérique. Il est placé vers le milieu du corps, en arrière du sillon cilié. Le protoplasme périphérique enfin est hyalin et parfaitement homogène.

Le *Cerat. procerum* habite le long de la côte depuis l'entrée du vieux port jusqu'au vallon des Auffes. Il se rencontre également à Carry, à Méjean et à Ratoneau (calanque de Morgilet). Malgré cette assez vaste extension, il est rare.

### 22° Ceratium procerum var. divergens Mihi.

(Pl. I, fig. 9.)

La forme du corps et la direction de la corne postérieure sont identiques à celles que présente le *Cerat. procerum.*

Cette variété s'en distingue par la longueur et l'épaisseur des cornes supérieures, l'épaisseur de la corne postérieure, la largeur du sillon transversal triple de celle de *Cerat. procerum*, surtout enfin par la direction des cornes supérieures qui, ici, sont perpendiculaires à l'axe transversal du corps, au lieu de lui être obliques.

Le parenchyme du corps rappelle le contenu cellulaire de cette espèce, si on observe les types de cette variété au moment où ils ne sont pas en voie de reproduction.

La variété *divergens* se rencontre assez peu fréquemment au vallon des Auffes, seule station où je l'ai recueillie.

### 23° Ceratium obtusum Mihi.

(Pl. I, fig. 12.)

Le corps est un cône à sommet postérieur. Le côté droit est renflé en son milieu. Le bord antérieur du corps, légèrement concave, se prolonge à ses extrémités en deux cornes courtes, minces, parallèles, dirigées en avant de gauche à droite.

A la base de la corne antérieure droite naît le flagellum.

La corne postérieure est encore plus réduite que chez le *Cerat. minus*, à tel point que, si on ne voyait chez la plupart des Ceratium précédents cette corne diminuer progressivement de longueur, on serait porté à ne décrire chez le *Cerat. obtusum* que les deux cornes antérieures.

Le sillon transversal reproduit la disposition normale et ne présente rien de particulier à signaler, si ce n'est qu'il décrit à la face dorsale une concavité tournée en avant comme chez les *Cerat. parvum*, *obliquum*, *globosum*, etc.

Le parenchyme du corps est un protoplasme hyalin et homogène, au milieu duquel est diffusée une masse protoplasmique jaunâtre, granuleuse, munie d'un gros noyau sphérique. Le nucléus est placé au niveau du sillon transversal qui semble le partager en deux.

Cette espèce provient de Carry où elle paraît être moins rare que le long de la côte de Marseille.

## 24° Ceratium pentagonum Mihi.

(Pl. IV, fig. 58.)

Cette espèce a été recueillie au vallon des Auffes, ainsi que dans la calanque de Morgilet. Elle y est toutefois encore plus rare que dans cette première station.

On revient avec cette espèce à des formes très peu différentes du *Cerat. globosum*. Le corps a l'aspect d'un pentagone dont les angles sont occupés soit par les cornes, soit par le sillon transversal. Le côté antérieur est légèrement oblique à l'axe longitudinal du corps. Les deux côtés opposés entre eux et placés entre les cornes supérieures et le sillon transversal, sont les plus courts et les seuls qui, sur leur parcours, présentent des saillies. Quant aux deux autres côtés, ils se rejoignent en arrière pour former la corne postérieure qui se termine en pointe mousse et dont le développement est relativement réduit.

Des deux cornes antérieures de forme conique, la gauche est la plus longue. Elle se dirige en haut et à gauche, tandis que la droite se porte à droite et en avant.

Le sillon transversal, pourvu de cils longs et nombreux, est concave en arrière sur la face dorsale ; il est quelque peu oblique au grand diamètre du corps.

L'échancrure ventrale rappelle en tous points celle du *Cerat. depressum*.

Le protoplasme central est granuleux et légèrement jaunâtre. Il constitue la plus grande partie du contenu et présente dans sa masse des espaces clairs occupés par du parenchyme hyalin. Le flagellum se détache du contenu cellulaire à sa place habituelle. Le noyau hyalin est muni d'un nucléole central ; il est situé au niveau de la ceinture vibratile, sur la ligne médiane.

## 25° Ceratium pentagonum var. rectum Mihi.

(Pl. IV, fig. 59.)

La forme du corps est pentagonale comme dans l'espèce précédente ; tous les côtés sans exception sont rectilignes.

Elle diffère du *Cerat. pentagonum* : 1° par le bord antérieur qui, bien qu'oblique à l'axe longitudinal du corps, a une direction opposée à celle que ce côté présente dans le *Cerat. pentagonum ;* 2° par la direction de la corne antérieure droite qui, au lieu d'être rejetée à droite, est perpendiculaire au sillon transversal ; 3° par la largeur des cornes. La corne postérieure et la corne antérieure gauche sont plus réduites que leurs homologues de *Cerat. pentagonum*. De plus, tandis

que dans cette dernière la corne gauche est plus développée que la corne droite, ici c'est le contraire qui a lieu.

Le protoplasme central occupe un volume encore plus grand que dans le *Cerat. pentagonum*. Le noyau enfin, de forme ovalaire et muni d'un petit nucléole brillant, a un contenu granuleux.

Station : vallon des Auffes. Variété assez abondante.

### 26° Ceratium dilatatum Mihi.

(Pl. IV, fig. 68.)

Syn. Cerat. furca var. contorta Pouchet (*Contr. à l'étude des Cilio-flagellés*, p. 421, fig. A).

Le corps est aplati dans le sens transversal, de sorte qu'il est plus large que long. Le bord antérieur a la forme d'un fer à cheval dont la concavité est antérieure. La paroi droite est renflée en son milieu ; la paroi gauche est par contre déprimée, sauf au point où se trouve le sillon transversal.

La corne postérieure, assez développée, est rectiligne et déviée à gauche. Les cornes antérieures naissent à des niveaux différents. La droite, la plus longue des deux, décrit une concavité postérieure et externe. La gauche, dirigée en avant comme sa voisine, est presque rectiligne et déviée à droite.

Pendant son parcours sur la face dorsale, le sillon transversal est concave en avant ; il est concave en arrière à la face ventrale. Ses extrémités sont placées presque en regard l'une de l'autre.

Largement ouverte en avant, l'échancrure buccale a la forme d'un fer à cheval dont les branches divergeraient à leurs extrémités libres.

Le contenu cellulaire se constitue par un protoplasme hyalin et par un protoplasme granuleux. Ce dernier occupe le centre du corps, reproduit assez bien l'aspect du corps, est jaune clair et entoure du côté droit, en arrière du sillon transversal, un nucléus sphérique, très volumineux, à contenu hyalin et pourvu d'un petit nucléole central.

Le flagellum enfin naît à la base de la corne droite.

Station : vallon des Auffes, Endoume, Carry, Ratoneau. Commun.

### 27° Ceratium dilatatum var. parvum Mihi.

Il ne se distingue guère du *Cerat. dilatatum* que par la direction de la corne gauche et de la corne postérieure, ainsi que par la forme de l'échancure ventrale.

La corne gauche, qui est tournée à droite dans le *Cerat. dilatatum*, est légèrement

rejetée à gauche dans la variété *parvum*. Quant à la corne postérieure, elle se dirige franchement en arrière et en droite ligne.

L'échancrure ventrale est plus large en arrière; mais la branche gauche, au lieu de se terminer à la base du bord interne de la corne gauche, vient se souder plus en dedans au bord antérieur du corps.

Le noyau, ovalaire et nucléolé, est presque médian.

Les ornements de la cuticule, consistant en petites ponctuations, sont identiques à ceux de *Cerat. dilatatum*.

Station : vallon des Auffes et Carry. Commun.

### 28° Ceratium globatum Mihi.

(Pl. IV, fig. 67.)

Abstraction faite des cornes, ce Ceratium a la forme d'une sphère, divisée en deux parties inégales par le sillon transversal.

Les trois cornes sont rectilignes. Les deux supérieures se portent en avant sans subir aucune déviation. Quant à la corne postérieure, elle se dirige directement en arrière.

A propos du *Cerat. dilatatum*, j'ai fait remarquer que la corne gauche naît à un niveau inférieur à celui de la corne droite. Cette différence s'accentue davantage ici, et on peut dire que, dans le *Cerat. globatum*, des deux cornes supérieures la droite reste dorsale, tandis que la gauche devient ventrale.

L'échancrure buccale a par suite été refoulée du côté droit. Elle est particulière en ce sens que la branche droite, au lieu de se terminer sur le bord interne de la corne dorsale, se continue avec le bord externe de ce prolongement.

Les ornements de la cuticule sont de petits espaces clairs, sphériques, répartis sur la cuirasse sans ordre apparent et assez écartés les uns des autres.

Le protoplasme central est granuleux et d'un jaune clair. Il constitue une masse assez volumineuse qui occupe le milieu du corps et se prolonge jusqu'au delà de la base de la corne postérieure. A l'origine de la corne dorsale, on constate une traînée granuleuse protoplasmique, séparée de la masse précédente. Le noyau est foncé, sphérique, rejeté à gauche, en arrière du sillon transversal, dont les extrémités ont leurs parois sinueuses.

Station : vallon des Auffes. Un seul individu.

Aux espèces précédentes on peut rattacher un type assez important, car de lui procèdent un assez grand nombre de formes que je vais examiner. Ce type est le *Cerat. furca* (Claparède et Lachmann). Il a les cornes supérieures dirigées en

avant sur toute leur longueur ; à ce titre, il est très voisin des *Cerat. globosum*, *depressum*, etc. Mais, en suivant les diverses modifications que cette forme-type a subies, on voit que le corps, d'abord pentagonal, a pris un aspect plus ou moins fusiforme, qu'à mesure la corne postérieure s'est délimitée de moins en moins du corps et qu'enfin la corne antérieure gauche a tendu de plus en plus à disparaître. La réduction progressive de cette corne a été très bien comprise par Bergh (pl. XIII, fig. 13-20).

### 29° Ceratium furca Ehrbrg.

Peridinium furca, Ehrbrg., *Inf.*, p. 256, pl. 22, fig. 21.
Peridinium lineatum, Ehrbrg., *Monatsb.*, d. A. Berl,, 1854, p. 238.
Ceratium furca, Clap. et Lachm., *Étude sur les Infus. et les Rhizop.*, première partie, p. 399, pl. XIX, fig. 5.

(Pl. I, fig. 14.)

Cette espèce, très abondante dans la mer du Nord et que M. Werneck dit avoir trouvée dans l'eau douce près de Salzburg (*loc. cit.*), se rencontre asssez fréquemment dans le golfe de Marseille, où elle présente d'ailleurs avec le type figuré par Claparède des différences ayant trait surtout à la forme, à la direction et aux dimensions des cornes, mais qui ne peuvent suffire à distinguer le *Cerat. furca* de la mer du Nord d'avec l'espèce méditerranéenne (pl. I, fig. 14). Si on examine en effet un certain nombre d'individus de cette espèce, on ne tarde pas à constater entre eux une série de transitions vraiment innombrables qui mènent insensiblement du *Cerat. furca* du Nord au *Cerat. furca* du golfe de Marseille, tel que je l'ai figuré.

Le *Cerat. furca* (Clap. et Lachm., pl. XIX, fig. 5) a un corps ovale, tronqué à la partie antérieure par un plan oblique au grand axe du corps. De chaque côté du bord antérieur oblique s'élève une corne, dirigée en avant, large et courte. De ces deux cornes rectilignes et très peu divergentes, celle de droite est un peu plus longue que celle du côté opposé. Quant à la corne postérieure, elle est rectiligne, large, beaucoup plus longue que les cornes antérieures et surtout très nettement séparée du corps.

Si on voulait appliquer cette description au *Cerat. furca* type du golfe de Marseille, la plupart des détails précédents manqueraient d'exactitude. Si la forme du corps est un ovale tronqué en avant, si des deux cornes antérieure celle de droite est la plus longue, mais plus courte que la corne postérieure, on constate d'autre part de nombreuses différences. Les cornes supérieures plus effilées convergent sensiblement entre elles, au lieu de diverger. La corne postérieure est plus large et semble continuer à la partie postérieure le corps dont elle n'est séparée par aucun

rétrécissement. Sa direction est aussi différente; car, au lieu d'être rectiligne, cette corne décrit un arc de cercle à peine accusé, ouvert du côté gauche. Le sillon transversal ne forme plus une large bande, mais est relativement très étroit. Le noyau a une forme en navette caractéristique; il est très volumineux et ne laisse pas apercevoir de nucléole. Il se trouve en arrière du sillon transversal, non loin de la base de la corne postérieure, dans le voisinage du bord droit. Le protoplasme granuleux jaunâtre est très abondant et se prolonge dans la corne postérieure. Le protoplasme hyalin et homogène qui entoure le précédent existe seul dans les cornes antérieures. Enfin, à la face ventrale, l'échancrure reproduit la même disposition que celle du *Cerat. furca* (Clap. et Lachm.).

Les divers types de cette espèce que l'on peut recueillir dans le golfe de Marseille, ne se rapportent pas tous également à la précédente description, et certains d'entre eux se rapprochent davantage du type de la mer du Nord. Chez eux en effet la corne postérieure est plus nette, se détache plus franchement du corps, de sorte qu'ils réalisent encore plus le type de Claparède, type qui, tel qu'il est figuré, ne semble cependant pas exister dans le golfe.

Enfin, le *Cerat. furca* de M. Bergh (pl. 12, fig. 1-2) ne se rapporte également pas au *Cerat. furca* de Claparède, mais s'en éloigne par la réduction de la corne gauche et par la direction du sillon transversal qui, au lieu d'être oblique à l'axe longitudinal du corps, lui est perpendiculaire.

### 30° Ceratium furca var. mediterraneum Mihi.

(Pl. I, fig. 13.)

Le corps fusiforme se prolonge inférieurement en une corne qui commence à mieux se dessiner que celle du *Cerat. furca* de Marseille. Comme dans cette espèce, elle est déviée à gauche.

A la partie antérieure, le corps se prolonge en deux cornes dont la droite est assez bien développée et la gauche rudimentaire. La corne droite dont la longueur et la largeur égalent sensiblement celles de la corne postérieure, est coudée à sa base sur son bord externe. Elle se dirige d'une manière générale de droite à gauche en présentant la forme d'une S. La corne antérieure gauche, bien que réduite en longueur (elle ne représente en effet que le sixième de la longueur de la corne droite), est large à sa base et se termine insensiblement en une pointe effilée. Le bord interne de cette corne dessine avec le bord antérieur du corps un V caractéristique.

Comme dans l'espèce précédente, le sillon transversal, très mince et garni de longs et nombreux cils, divise inégalement le corps en deux moitiés, la supérieure

ayant un volume moindre. C'est une ceinture circulaire, lisse, régulière, se terminant de chaque côté de l'échancrure ventrale.

Celle-ci n'est pas placée au milieu du corps, mais elle est dirigée obliquement de droite à gauche. Elle a une forme ovalaire. On peut distinguer trois bords : le *latéral droit*, dont la moitié supérieure concave et appartenant au bord interne de la corne droite et la moitié inférieure pareillement concave, mais plus courte, sont séparées l'une de l'autre par une petite saillie sur laquelle se termine du côté droit le sillon transversal; le *latéral gauche* concave et régulier, et le *côté postérieur* arrondi. Il n'y a pas de bord antérieur ventral, car le côté droit se rapproche du bord gauche et finit par se confondre avec lui à la partie tout-à-fait antérieure.

La majeure partie du corps est occupée par une masse protoplasmique jaunâtre, fortement granuleuse, entourée par un protoplasme homogène et hyalin qui existe seul dans la corne postérieure et la moitié supérieure du corps. Un noyau très volumineux, ovoïde, mais déprimé, se remarque dans le protoplasme central, à droite du corps, sous la ceinture ciliée. Son contenu paraît être foncé. Au centre est un nucléole très petit.

En somme, cette variété se distingue du *Cerat. furca* par la réduction de la corne gauche, la forme de la corne droite et de l'échancrure ventrale. La corne postérieure enfin y est plus nettement séparée du corps, quoique encore imparfaitement.

### 31° Ceratium furca var. medium Mihi.

(Pl. IV, fig. 62.)

Cette variété doit être considérée comme intermédiaire entre le *Cerat. furca* (de Marseille) et la variété *mediterraneum*.

Elle tient au premier par l'échancrure ventrale et la corne postérieure qui, légèrement déviée à gauche, ne se délimite pas du corps. Elle rappelle la seconde par la direction des cornes supérieures, la forme et la réduction de la corne gauche.

La largeur du sillon transversal contraste singulièrement avec la minceur caractéristique de cette ceinture dans le *Cerat. furca* de Marseille et la variété *mediterraneum ;* elle rappelle à ce point de vue le *Cerat. furca* de la mer du Nord.

Le protoplasme central est granuleux, d'un jaune clair, ramassé à la région antérieure et complètement entouré par le parenchyme hyalin qui occupe la plus grande partie du corps. Il contient un noyau très volumineux, presque cylindrique, à contenu transparent, muni d'un nucléole central et dont le grand diamètre est

oblique à l'axe longitudinal du corps. Il est médian et situé en arrière du sillon transversal.

Station : vallon des Auffes et Carry. Rare.

### 32° Ceratium furca var. tertium Mihi.

(Pl. IV, fig. 61.)

Cette variété tient au *Cerat. furca* var. *mediterraneum* par la corne postérieure et la forme de la corne gauche; elle se rapproche du *Cerat. furca* de la mer du Nord par la direction des cornes antérieures, la forme de l'échancrure ventrale et la largeur du sillon transversal.

L'échancrure ventrale diffère cependant de celle du *Cerat. furca* (mer du Nord) par la forme moins régulière de ses bords.

Le protoplasme granuleux est jaunâtre et constitue une masse centrale, de toutes parts environnée par le protoplasme hyalin. Celui-ci apparaît souvent, surtout le long des cornes, comme une traînée globuleuse qu'il ne faut pas confondre avec les ornements de la cuticule que certaines espèces nous ont présentés (*Cerat. globatum*, etc.). Le noyau est invisible.

Station : vallon des Auffes et Carry. Commun.

### 33° Ceratium furca var. singulare Mihi.

(Pl. IV, fig. 60.)

Elle s'éloigne des diverses variétés précédentes et du *Cerat. furca* par la forme particulière de l'échancrure ventrale et par la direction des cornes antérieures. Quant à la corne postérieure, bien que déviée à gauche, elle est presque identique à celle du *Cerat. furca* (mer du Nord).

Station : vallon des Auffes. Assez rare.

Il est un caractère que j'ai laissé jusqu'ici de côté, celui qui a trait aux ornements de la cuticule. Ehrenberg, Claparède et Lachmann, enfin tout récemment M. Bergh ont figuré chez le *Cerat. furca* la cuirasse comme parsemée de petits espaces clairs, sphériques, disposés en lignes concaves, d'ailleurs peu régulières. A ce point de vue, le *Cerat. furca* de Marseille diffère complètement de l'espèce de la mer du Nord. Il en est de même des variétés *mediterraneum*, *medium*, etc. La cuirasse, en effet, ne m'a jamais présenté la moindre ornementation; elle m'a toujours paru complètement hyaline et homogène. Cette différence

est probablement le résultat d'une différence d'âge. En tous cas, elle ne saurait entraîner la distinction des variétés *mediterraneum*, *medium*, etc., d'avec le *Cerat. furca*, toutes ces formes étant reliées entre elles par des caractères dont la valeur est incontestable. Les diverses variétés que M. Bergh a décrites et qui se rapportent au *Cerat. furca* sont également dépourvues de ponctuations.

Du *Cerat. furca* il convient de rapprocher, outre les variétés précédentes, certains Ceratium caractérisés par leur forme en fuseau, l'allongement de la corne postérieure et de l'une des deux cornes antérieures, ainsi que par le rétrécissement de l'échancrure ventrale et par la non distinction des cornes d'avec le corps, surtout enfin par la réduction suivie de la disparition complète de la corne gauche. Tels sont les *Cerat. fusus*, *Cerat. fusus* var. *extensum*, *Cerat. fusus* var. *concavum* et le *Cerat. pellucidum*. Telles sont aussi les variétés 28 et 29 de Bergh (*loc. cit.*, pl. XIV). Quant aux variétés 30 et 31 de cet auteur, elles diffèrent totalement du *Cerat. fusus* et constituent des variétés du *Cerat. Berghi*, nov. spec., que je décrirai plus loin.

### 34° Ceratium fusus var. extensum Mihi.

(Pl. IV, fig. 56 et 56 A.)

Le *Cerat. fusus*, découvert et décrit sous le nom de *Peridinium fusus* par Ehrenberg (1), qui n'avait aperçu que la corne postérieure et la corne antérieure droite, porte deux cornes à la partie supérieure, comme l'ont observé pour la première fois Claparède et Lachmann. L'erreur d'Ehrenberg provenait uniquement de la réduction excessive de la corne antérieure gauche, qui le plus souvent n'est représentée que par un simple mamelon ou piquant très court. Quelquefois cependant elle constitue une épine trois ou quatre fois aussi longue que large. De ces deux états que présente cette espèce dans la mer du Nord, aucun ne semble exister dans la Méditerranée; mais, par contre, il s'en trouve de nouveaux qui n'ont pas été signalés par les zoologistes précités et que je vais successivement examiner sous le nom de *Cerat. fusus* var. *extensum*, *Cerat fusus* var. *concavum* et *Cerat. pellucidum*.

Le *Cerat. fusus* var. *extensum* se rencontre assez fréquemment au vallon des Auffes, où il m'a paru être cantonné.

La corne antérieure gauche, rudimentaire chez les *Cerat. furca* var. *mediterraneum* et *medium* et encore plus réduite chez certains individus du *Cerat fusus*, a complètement disparu. Une petite saillie de la cuticule indique seule la place

---

(1) *Inf.*, p. 256, fig. 20, pl. XXII.

qu'elle occupait. A ce point de vue, la variété *extensum* est identique à la variété 30 de Bergh (*loc. cit.*, pl. XIV, fig. 30); mais, tandis que la saillie antérieure, dernier reste de la corne disparue, est placée à gauche de la corne droite dans la variété *extensum*, elle est ici à droite de la corne antérieure : celle-ci est donc, sans aucun doute, l'homologue de la corne antérieure gauche du *Cerat. fusus*, et la saillie *le reste de la corne antérieure droite*. D'ailleurs la forme de l'échancrure buccale suffirait à elle seule pour éloigner la variété 30 de la variété *extensum*.

Les cornes antérieure droite et postérieure ont pris un très grand développement, surtout en longueur.

Celle-là, deux fois plus longue que la corne opposée, se détache assez nettement du corps et décrit une courbe à concavité tournée du côté droit. La corne postérieure continue le corps en arrière ; elle est rectiligne et dévie à peine à gauche.

Le corps est fusiforme. Ses parois droite et gauche, celle-ci surtout, présentent des saillies et des dépressions plus ou moins prononcées suivant les individus.

Le sillon transversal est une ceinture convexe, assez étroite, pourvue de longs cils et oblique au grand axe du corps. Ses extrémités ventrales ne diffèrent pas de celles du *Cerat. furca* var. *mediterraneum*.

L'échancrure ventrale est une fente ovalaire presque identique à celle du *Cerat. fusus*. Elle est très étroite et en forme de S. Elle entame à peine la région inférieure du corps.

Le protoplasme central, granuleux et jaunâtre, se prolonge assez avant dans les cornes. Il constitue une masse placée sur la ligne médiane, et plus ou moins renflée suivant les points. Le noyau, peu volumineux et pourvu d'un nucléole central brillant, est situé à droite, en arrière du sillon transversal. Le parenchyme périphérique enfin, qui émet, à la base de la corne antérieure, un assez long flagellum, est plus ou moins développé selon les individus.

### 35° Ceratium fusus var. concavum Mihi.

(Pl. IV, fig. 64.)

Syn. : Cerat. fusus var. E. Pouchet (loc. cit., p. 423, fig. E).

Cette variété, recueillie à l'entrée du vieux port le 9 août 1883 et le 11 au vallon des Auffes, où je ne l'avais jamais rencontrée auparavant, est pourvue de deux cornes opposées, d'inégale longueur et décrivant une concavité très prononcée sur leur bord droit. La corne postérieure ne se distingue du corps par aucune particularité. Il en serait de même de la corne antérieure, si l'extrémité de l'échancrure buccale ne fixait exactement l'origine de cette dernière.

La forme seule de l'échancrure buccale, abstraction faite de l'absence complète de la corne antérieure gauche, suffit à séparer cette variété du *Cerat. fusus.* L'échancrure ventrale, en effet, est ici réduite à une fente excessivement étroite, tandis que ses bords sont dans le *Cerat. fusus* relativement très distants les uns des autres. Cette échancrure est très longue et a l'aspect d'un angle très obtus.

Le protoplasme central, ramassé dans le voisinage du sillon transversal, occupe un petit volume aux dépens du protoplasme périphérique. Celui-ci présente, surtout dans l'intérieur des cornes, des taches jaunâtres, à contours très irréguliers (Philozoon?). Le noyau enfin, situé en arrière du sillon transversal, parfaitement sphérique et muni à son centre d'un petit nucléole brillant, occupe la ligne médiane. La cuirasse de cette variété et de la variété précédente n'offre aucun des ornements que Claparède et Bergh ont figurés chez le *Cerat. fusus.*

### 36° Ceratium pellucidum Mihi.

(Pl. I, fig. 20.)

Syn. : Peridinium fusus ? Ehrenberg, *Inf.*, p. 256, pl. 22, fig. 20.

Cette espèce peut être considérée comme un *Cerat. fusus* chez lequel la corne antérieure gauche ou les équivalents de cette corne (épine, saillie) ont complètement disparu. Correspond-elle au *Peridinium fusus* d'Ehrenberg, ou bien ce zoologiste, ayant observé non pas cette espèce qu'il ne connaissait pas, mais le *Cerat. fusus* Clap., n'a-t-il pas aperçu, comme le pense Claparède, la corne rudimentaire de *Cerat. fusus?* Je préfère la première hypothèse et croire que le *Cerat. fusus* Clap., est différent du *Peridinium fusus* recueilli par Michaëlis, Ehrenberg et Dujardin dans la mer du Nord et l'Océan Atlantique, et pour lequel je propose le nom de *Cerat. pellucidum.*

Le corps est fusiforme et se continue à ses extrémités sous forme de cornes dont l'origine se confond avec les parois du corps.

La corne postérieure est longue, rectiligne, dirigée en arrière sans aucune déviation. Elle rappelle celle du *Cerat. fusus*, quoique un peu moins large et plus longue. La corne antérieure est légèrement déviée à gauche.

Le sillon transversal et l'échancrure ventrale sont identiques à ceux du *Cerat. fusus.*

Le protoplasme périphérique, parfaitement hyalin, occupe la plus grande partie du corps. Le parenchyme granuleux est réduit à deux petites masses placées à la partie médiane, et entourant un noyau fusiforme situé en arrière du sillon transversal.

Le 9 août 1883, j'ai recueilli au vallon des Auffes un Ceratium qui se rapporte sans aucun doute au *Cerat. pellucidum*. La seule différence qu'il soit possible d'établir a trait à la place du noyau qui est situé en avant du sillon transversal et à la direction des cornes qui, au lieu d'être rectilignes, décrivent une concavité sur leur bord droit.

### 37° Ceratium longirostrum Mihi.

(Pl. IV, fig. 65.)

Cette espèce peut être considérée comme un *Cerat. pellucidum* particulier, en ce sens que le sillon transversal, au lieu de décrire à la face dorsale une courbe à concavité dirigée en avant, présente une différence de niveau encore plus accentuée que chez le *Cerat. tripos*, dans lequel cette disposition est caractéristique. C'est là une parenté évidente avec cette dernière espèce. En d'autres termes, le *Cerat. longirostrum* établit une transition entre le *Cerat. tripos* et le *Cerat. fusus*, c'est-à-dire entre deux types au premier abord si différents.

Le protoplasme central est très légèrement jaunâtre. Le noyau est placé dans le voisinage du sillon transversal, à la région inférieure du corps. Son contenu est foncé et entoure un nucléole de couleur sombre.

Station : vallon des Auffes. Rare.

### 38° Ceratium Berghi Mihi.

(Pl. I, fig. 19.)

Syn. : Cerat fusus, var. Pouchet, *loc. cit.*, pag. 423, fig. E.

Si du *Cerat. furca* semblent s'être détachés le *Cerat. fusus* et ses variétés, ainsi que le *Cerat. pellucidum*, par suite de la réduction et de la disparition de la corne antérieure gauche déjà indiquées chez les diverses formes de *Cerat. furca*, il est impossible, malgré les plus ingénieuses combinaisons, de faire sortir de ce type le *Cerat. Berghi*, qui se distingue du *Cerat fusus* par cette particularité que c'est, non pas la corne antérieure gauche, mais la corne droite qui se réduit en une courte épine. Le *Cerat. Berghi* est donc une espèce intéressante à ce point de vue. Je la décrirai sans entrer dans aucune appréciation sur la place zoologique qu'on doit lui attribuer dans la phylogénie des Infusoires cilio-flagellés, me réservant de traiter cette question lorsque j'examinerai les liens qui unissent entre elles les diverses formes de Ceratium.

Cette espèce a été figurée par Bergh comme une variété de *Cerat. fusus* (pl. XIV, fig. 31). J'ai déjà insisté sur l'erreur de ce naturaliste. Je n'y reviendrai pas (1).

Le *Cerat Berghi* a un corps ovale, dont l'extrémité inférieure se prolonge insensiblement en une longue corne rectiligne, dirigée en arrière, sans aucune déviation. A l'extrémité opposée sont deux cornes dont la gauche est aussi longue que la précédente, rectiligne, très peu déviée à gauche.

Un sillon cilié, circulaire, divise le corps en deux parties inégales, le volume de la partie inférieure dépassant celui de la supérieure.

L'échancrure ventrale se rapproche de celle que Bergh a figurée figure 30, mais elle est librement ouverte en avant.

Le parenchyme du corps est une masse protoplasmatique jaunâtre, granuleuse, se prolongeant jusqu'à la base de la corne postérieure et entourée d'un protoplasme homogène, parfaitement hyalin. Un noyau naviculaire, très volumineux, à nucléole central, se trouve au milieu du corps, sous la ceinture ciliée.

Parmi les divers types de *Cerat Berghi* recueillis le 31 octobre et le 4 novembre 1882, s'en trouvaient un assez grand nombre présentant une réduction de la corne postérieure et de la corne antérieure gauche. Le corps a les mêmes dimensions et une forme identique; le noyau naviculaire occupe la même position; la distribution respective des deux protoplasmes ne change pas; enfin, les cornes sont également au nombre de trois et la corne latérale droite est réduite à un petit piquant. La seule distinction qu'il soit possible de trouver, et qui frappe au premier abord, consiste dans les dimensions des cornes antérieure gauche et postérieure, dont la longueur égale à peine le quinzième de la longueur des mêmes cornes chez le *Cerat. Berghi* typique. Ces types à cornes courtes qui rappellent la variété *fusus* (pl. XIV, fig. 31) de Bergh, seraient-ils de jeunes *Cerat. Berghi* ou bien constituent-ils une variété de cette espèce? Cette dernière hypothèse est la plus probable.

Il me reste à examiner certaines espèces de Ceratium dont le plan morphologique s'éloigne en général beaucoup de celui des Ceratium précédemment décrits. Ce sont les *Cerat. Allieri*, *bicorne*, *gravidum*, *rostellum* et *quinquecorne*.

### 39° Ceratium Allieri Mihi.

(Pl. II, fig. 38 et 38 A.)

Cette espèce, que je dédie à mon ami H. Allier, habite le vallon des Auffes où elle est très rare. Je l'ai également rencontrée à l'entrée du vieux port.

---

(1) M. le professeur Pouchet considère également cette espèce comme une variété du *Cerat. fusus*.

Il faut la rapprocher du *Cerat. tripos* var. *typicum*, et non des variétés à deux cornes se rapportant au *Cerat. fusus.* Si on suppose en effet que la corne antérieure gauche de la variété *typicum* disparaisse et que la corne droite soit franchement dirigée en avant, on réalise le *Cerat. Allieri.*

Le corps est un quadrilatère dont deux angles opposés se prolongent en cornes, tandis que les autres sont occupés par le sillon transversal. Des deux cornes, l'antérieure continue en avant le diamètre longitudinal du corps ; la postérieure est fortement déviée à droite chez certains individus, elle est perpendiculaire à l'axe transversal du corps.

Le sillon transversal diffère très peu de celui de la variété *typicum ;* il décrit une courbe irrégulière, à concavité antérieure. Ses extrémités ventrales (fig. 38) sont opposées, c'est-à-dire reproduisent la particularité des variétés *typicum* et *massiliense.*

L'échancrure ventrale s'éloigne de celle de toutes les espèces décrites, par ce fait que le bord latéral gauche, au lieu de se terminer à l'union de la base de la corne avec le bord antérieur dorsal, se confond, non loin du sillon transversal, avec le bord externe de la corne antérieure.

Le protoplasme central, granuleux et jaune clair, reproduit en petit l'aspect extérieur du corps. Le nucléus placé au niveau du sillon transversal, sur la ligne médiane, a la forme d'une sphère aplatie. Il paraît granuleux, tandis que le nucléole est foncé. Enfin le parenchyme périphérique est parfaitement hyalin et homogène.

### 40° Ceratium bicorne Mihi.

(Pl. I, fig. 16.)

Cette espèce reproduit la particularité du *Cerat. Allieri*, c'est-à-dire qu'elle est pourvue de deux cornes dont une antérieure et l'autre postérieure. Ce sont cependant deux espèces bien différentes, et le *Cerat. bicorne* est sans contredit une espèce aberrante qu'il est actuellement difficile de rapprocher de n'importe quel grand type de Ceratium (*Cerat. tripos*, *furca* ou *fusus*).

Le corps a la forme d'un quadrilatère dont les deux côtés droits sont concaves, ainsi que le bord gauche inférieur, tandis que le bord gauche supérieur, le plus long de tous, est convexe.

La corne antérieure ne peut se distinguer du corps et semble n'être que l'angle un peu saillant des bords supérieurs gauche et droit. Il en est de même de la corne postérieure, qui cependant est un peu mieux marquée. C'est une saillie pointue, ne se distinguant pas du bord postérieur droit, mais qu'un rétrécissement, très marqué sur le bord postérieur gauche, sert à délimiter.

Un sillon transversal très large et circulaire divise le corps en deux moitiés très inégales, l'inférieure étant la moins volumineuse.

Le parenchyme cellulaire est occupé par un protoplasme hyalin et homogène, entourant une masse ovoïde, d'un jaune foncé, placée en grande partie dans la région du corps qui est en arrière de la ceinture vibratile. Cette masse se laisse décomposer en trois zones concentriques : une zone externe, granuleuse, très foncée (parenchyme central) ; une zone intermédiaire plus claire et homogène (protoplasme périphérique), enfin une zone interne très foncée et granuleuse (nucléus).

### 41° Ceratium gravidum Mihi.

(Pl. I, fig. 15.)

Cette espèce a une forme très différente de celles que j'ai jusqu'ici décrites. Le corps est divisé par le sillon transversal en deux régions bien distinctes : la supérieure appartient à un Ceratium ordinaire, c'est-à-dire, qu'elle est munie de ses deux cornes et de son flagellum; l'inférieure, dont la forme globuleuse est caractéristique, est absolument dépourvue de prolongement.

La partie supérieure est un quadrilatère dont le bord postérieur se confond avec le sillon transversal; les bords latéraux se rapprochent l'un de l'autre et se continuent avec la paroi externe des cornes antérieures; le bord antérieur enfin est oblique à l'axe vertical du corps. A l'union des bords latéraux et du bord antérieur sont deux cornes, rectilignes, parallèles, courtes, minces, effilées à leur sommet et légèrement déviées à gauche. La corne droite est un peu plus courte que son homologue du côté opposé.

Le sillon transversal circulaire est une mince ceinture, garnie de cils nombreux.

La région inférieure du corps, dans laquelle la précédente semble enchâssée, est de beaucoup la plus volumineuse. C'est une masse globuleuse, régulière, dont la moitié supérieure est occupée par un protoplasme granuleux, jaune clair, au milieu duquel sont des espaces où se voit du protoplasme hyalin et homogène, semblable à celui que contient le reste du corps. A gauche et un peu au-dessous du sillon transversal se trouve un noyau naviculaire, à nucléole central, entouré de nombreuses gouttelettes d'huile.

L'absence de corne à la partie postérieure n'a pas lieu d'étonner, si on se rappelle les *Cerat. obtusum* et *minus*, chez lesquels la corne postérieure est réduite à une simple saillie de la paroi du corps. Ce qui est vraiment particulier, c'est la forme renflée, globuleuse de la région inférieure.

### 42° Ceratium rostellum Mihi.

(Pl. II, fig. 37 et 37 a.)

Cette espèce, que j'ai recueillie à l'entrée du Vieux-Port, se rapproche du *Cerat. gravidum* par l'absence de corne postérieure, mais elle en diffère par la présence en avant d'une seule corne, au lieu de deux.

La forme du corps, plus régulière que celle du *Cerat. gravidum*, rappelle, plus que cette dernière, le corps du *Cerat. tripos*. C'est un quadrilatère, dont deux angles sont occupés par le sillon transversal, tandis que des deux autres l'antérieur se prolonge en une corne antérieure et le postérieur est sensiblement arrondi.

Le sillon transversal divise le corps en deux moitiés égales. Il est presque rectiligne à la face dorsale; mais, à la face opposée, il décrit une courbe à concavité postérieure. Ses extrémités sont portées à deux niveaux différents; la dislocation est très peu accusée.

La corne antérieure a la forme d'un bec, dont l'extrémité libre et pointue est tournée à droite; suivant les individus, elle est plus ou moins rabattue en arrière.

L'échancrure ventrale offre la même disposition que dans le *Cerat. fusus* var. *mediterraneum*, mais entame, encore moins que dans cette variété, la région inférieure du corps. Elle est librement ouverte en avant.

La cuirasse offre sur ses deux faces de petites ponctuations peu nombreuses et rangées sans ordre apparent.

Le protoplasme central est granuleux et jaunâtre. Il constitue une masse sans forme définie, qui se prolonge jusqu'à la base de la corne. Au niveau du sillon transversal se rencontre un noyau volumineux, hyalin, nucléolé et dévié à droite. Le parenchyme périphérique enfin est transparent et parfaitement homogène.

Il y a entre le *Cerat. rostellum* et le *Cerat. gravidum* une relation évidente; car, la forme particulière de la région inférieure de celui-ci ne paraît être qu'une modification de la région postérieure, en quelque sorte normale, de celui-là. D'autre part, le *Cerat. gravidum* et le *Cerat. rostellum* constituent deux étapes différentes vers la réalisation du type *Protoceratium*, sorti sans aucun doute du type Ceratium normal, c'est-à-dire, muni de trois cornes dont deux supérieures et la troisième postérieure.

Si du type Ceratium sont sortis les Péridiniens pourvus de moins de trois cornes et les Péridiniens qui en sont complètement dépourvus (je reviendrai plus loin en détail sur ces diverses adaptations), du même type s'est détaché un autre rameau, chez lequel la multiplication des cornes est caractérisque. Ce rameau n'est représenté jusqu'ici que par deux espèces, le *Cerat. hirudinella* pourvu de

quatre cornes (type figuré par Bergh) et le *Cerat. quinquecorne* muni de cinq prolongements.

### 43° Ceratium quinquecorne Mihi.

(Pl. II, fig. 32.)

Le corps est un quadrilatère dont deux côtés, le droit et le gauche, sont plus longs que ceux qui sont placés à la partie antérieure. Chacun des angles de ce quadrilatère se prolonge en une corne, de sorte qu'il y a quatre cornes, dont une antérieure, deux latérales et la dernière postérieure. Outre ces cornes, il en existe une autre, située au-dessus du sillon transversal, un peu à gauche de la base de la corne latérale droite.

La corne antérieure, assez épaisse à sa base, va diminuant progressivement de volume pour se terminer en pointe. Son bord droit se continue avec le côté droit du corps, son bord gauche avec le côté similaire, moins long que son homologue du côté opposé, de telle sorte que la corne antérieure, placée au point de réunion de ces deux côtés inégaux, ne se trouve pas être exactement au milieu du corps, mais sensiblement déviée à gauche. Elle est rectiligne et dirigée en avant.

Des deux cornes latérales, de longueur à peu près égale, mais inférieure à celle de la corne antérieure, à direction divergente, coudées à leur base, effilées à leur extrémité libre, celle de droite est moins volumineuse et plus grêle que celle du côté gauche, qui est, en outre, légèrement tordue.

La corne postérieure, la plus longue de toutes, mais moins épaisse que les cornes latérales, est nettement séparée du corps ; elle est rectiligne, se dirige d'abord d'avant en arrière pour se dévier presque aussitôt à droite, direction qu'elle conserve jusqu'à sa terminaison.

Quant à la petite corne, implantée non loin de la corne latérale droite, elle est plus courte et moins large que celle-ci ; elle est effilée à son sommet et se dirige en avant.

Entre la corne latérale droite et la corne antérieure se trouve le flagellum, dont l'épaisseur est de beaucoup supérieure à celle du flagellum des autres espèces, à tel point que, abstraction faite des mouvements qu'il effectue en son vivant et de son point d'intersection à la face ventrale, on le prendrait pour une corne.

Le sillon transversal un peu large divise le corps en deux parties inégales, l'inférieure ayant le plus petit volume.

Cette espèce, que je n'ai rencontrée qu'une seule fois, au mois de juin 1882 (vallon des Auffes), présentait vers le milieu du corps, un commencement de

reproduction asexuelle. On voit, en effet, à l'intérieur un kyste divisé en trois kystes secondaires, de couleur jaunâtre, avec gouttelettes graisseuses. C'est là, entre autres, un exemple de ce fait sur lequel j'aurai à revenir, à savoir que, au moment de l'enkystement et même après qu'il a eu lieu, le Ceratium conserve plus ou moins longtemps son sillon transversal et ses cils, ainsi que le flagellum. Mais il y a plus : si la bi ou la tripartition du kyste primitif semble, en général, se produire après la chute de la cuirasse (voir plus loin), il n'en est pas toujours ainsi et la scission se fait dans le Ceratium encore vivant. Que deviennent ces kystes après la chute de la cuirasse ? Mènent-ils une vie errante pour se revêtir ensuite d'une coque dans laquelle chacun d'eux se segmenterait pour former de nouveaux kystes qui, mis en liberté, seraient de véritables larves, ou bien ces kystes se changent-ils en larves, aussitôt que la cuirasse du Ceratium est tombée ? En d'autres termes, ont-ils un développement plus direct ? C'est ce qu'il serait intéressant de constater, si la rareté de cette espèce n'était un sérieux obstacle à cette étude.

Ici se termine la liste des diverses espèces ou variétés de Ceratium recueillies dans le golfe de Marseille. La faune cératienne y compte un grand nombre de représentants ; elle ne le cède en rien à celle de la mer du Nord ou de la mer Baltique. Il n'en est pas de même pour les autres genres de Péridiniens dont je vais m'occuper.

J'ai signalé dans l'historique les modifications que Claparède et Lachmann avaient fait subir à la classification d'Ehrenberg et à celle de Dujardin. Je n'y reviendrai pas et m'occuperai exclusivement ici des genres adoptés ou créés par Bergh, et notamment de ceux qui sont représentés dans le golfe de Marseille, c'est-à-dire, les genres *Peridinium* Ehrbrg., *Protoperidinium*, Bergh *Protoceratium* Bergh, *Gymnodinium* Stein, *Prorocentrum* Ehrbrg. et *Dinophysis* Ehrbrg. Quant aux genres *Glenodinium* Ehrbrg, *Amphidinium* Ehrbrg. et *Diplopsalis* Bergh, je n'ai pas réussi à constater leur présence à Marseille. Le genre *Polykrikos* Bütschli enfin, admis par Bergh, ne me paraît pas être un genre différent du genre *Gymnodinium* et très probablement il faudra le considérer comme une chaîne de Gymnodinium.

Les trois genres *Protoceratium*, *Peridinium* et *Protoperidinium* ont en commun une carapace parquetée et une bouche très réduite. Le premier est caractérisé par l'absence des prolongements et des rayons cuticulaire internes que possèdent le deux autres. Enfin les rayons pénètrent dans les cornes seulement chez le genre *Protoperidinium.*

Le genre *Gymnodinium* est très bien caractérisé par la forme spiralée de la ceinture vibratile. Les genres *Dinophysis* et *Prorocentrum* de Claparède persistent.

Ce qui précède suffit pour juger la classification admise par Bergh. Les caractères sur lesquels ce naturaliste s'est basé sont loin d'être constants. Ainsi, par exemple, la présence d'une cuirasse parquetée ne peut caractériser les genres *Protoceratium*, *Peridinium*, *Protoperidinium* et *Dinophysis*, car une telle cuirasse est loin de se trouver dans toutes les espèces se rapportant à ces genres. Le *Protoceratium massiliense*, nov. spec., a une cuirasse qui, au lieu d'être parquetée, présente les petites ponctuations que la plupart des Ceratium possèdent.

Le *Roulea* (nov. gen.) *spinifera* est dans le même cas. D'autre part, la cuirasse peut être dépourvue à la fois des dépôts précédents (parquets et cercles) et montrer des lignes longitudinales seules (variété de *Peridinium divergens* figurée pl. III, fig. 46). Enfin, la cuticule peut n'avoir aucune espèce d'ornements, et être homogène (variété de *Peridinium divergens*, pl. I, fig. 47). En somme, les divers ornements de la cuticule des Péridiniens ne peuvent en aucun cas servir de caractère pour la distinction des genres.

La présence des rayons ou piquants cuticulaires peut-elle à son tour caractériser un genre? Bergh admet que les *Ceratium* et les *Protoceratium* sont entièrement dépourvus de rayons cuticulaires, que possèdent seuls les *Peridinium*, *Protoperidinium* et *Dinophysis*. Il se base sur ce caractère pour écarter le genre *Protoceratium* du *Peridinium*. Il n'hésite pas, en effet, de considérer comme un Peridinium le *Peridinium tabulatum* (pl. 15, fig. 37) qui ne diffère du *Protoceratium aceros* Bergh, que par l'absence des rayons, alors que le *Peridinium tabulatum* est la seule espèce du genre dépourvue de cornes. En d'autres termes, la valeur qu'il attribue aux rayons est bien supérieure à celle des cornes. Or, le *Ceratium gibberum*, je le rappelle, nous a présenté des rayons cuticulaires identiques à ceux des *Protoperidinium*, *Peridinium*, etc. Cet exemple, pour le moment unique, n'en a pas moins son importance, car il nous montre le peu de valeur dévolu aux ornements de la cuticule, et en particulier aux rayons cuticulaires.

Je ne ferai pas davantage la critique de la classification proposée par Bergh. J'aurai, en effet, à insister sur cette question à mesure que je décrirai les Péridiniens du golfe de Marseille, autres que les Cératiens. La classification que je suivrai est basée sur les caractères suivants :

1° Échancrure buccale ; selon qu'elle est une échancrure vraie (c'est-à-dire, ouverte en avant) ou qu'elle a la forme d'un trou, et dans ce cas, suivant qu'elle est antérieure, médiane, latérale ou postérieure.

2° Sillon transversal; d'après sa position ; selon qu'il divise le corps en deux moitiés égales ou non ; ses rapports avec l'échancrure buccale.

3° Cornes; sur leur plus ou moins grand développement et sur leur forme.

D'après ces caractères, les Péridiniens comprennent les genres suivants :

1° Genre *Ceratium.* — Cornes cylindriques, échancrure ventrale librement ouverte en avant, sillon transversal médian en rapport avec l'échancrure.

2° Genre *Peridinium.* — Cornes assez peu développées et en général tricuspides, échancrure ventrale transformée en un trou antérieur, sillon transversal médian non en rapport avec le trou antérieur (bouche).

3° Genre *Diplopsalis.* — Pas de cornes, échancrure ventrale transformée en un trou antérieur, sillon transversal médian non en rapport avec la bouche.

4° Genre *Glenodinium.* — Pas de cornes, échancrure ventrale transformée en un trou antérieur, sillon transversal non médian et éloigné de la bouche.

5° Genre *Dinophysis.* — Cornes rudimentaires (sous-genre *Dinophysis*) ou absentes (sous-genre *Amphidinium*), bouche devenant latérale, sillon transversal non médian et éloigné de la bouche.

6° Genre *Parrocelia.* — Cornes identiques à celles des Peridinium, échancrure ventrale transformée en un large trou antérieur, pas de sillon transversal.

7° Genre *Prorocentrum.* — Une seule corne ou un piquant, échancrure ventrale transformée en un petit trou antérieur, sillon transversal remplacé par des cils localisés sur le bord antérieur.

8° Genre *Postprorocentrum.* — Un piquant ou non, trou antérieur, pas de sillon, pas de cils.

9° Genre *Protoceratium.* — Cornes rudimentaires ou absentes, échancrure ventrale transformée en un trou médian en rapport avec le sillon transversal médian.

10° Genre *Roulea.* — Cornes rudimentaires ou absentes, échancrure ventrale transformée en un trou postérieur, sillon transversal médian qui n'est presque plus en rapport avec la bouche.

11° Genre *Gymnodinium.* — Pas de cornes, trou postérieur, sillon transversal en forme de spirale non en rapport avec la bouche.

Le genre *Peridinium* comprend à la fois le genre *Peridinium* Bergh et le genre *Protoperidinium* Bergh. Les genres *Diplopsalis* et *Glenodinium* sont ceux de ce naturaliste. Quant aux genres *Dinophysis*, *Prorocentrum*, *Gymnodinium*, *Protoceratium*, ils sont plus étendus. Enfin les genres *Parrocelia*, *Postprorocentrum* et *Roulea* sont nouveaux.

## II. — GENRE *PERIDINIUM.*

Ehrenberg confond sous ce même nom les genres *Ceratium*, *Peridinium* et *Gymnodinium.* Il en écarte les *Glenodinium* pour des raisons exposées précédemment. Claparède et Lachmann, sous la dénomination de Peridinium, entendent à la fois les Peridinium vrais et les Glenodinium.

Enfin, Bergh réduit encore davantage ce genre et considère avec raison le genre *Glenodinium* comme particulier et voisin des *Diplopsalis.*

Tel que je le limite, ce genre comprend les deux genres *Peridinium* et *Protoperidinium* de ce dernier naturaliste.

Il compte beaucoup moins de représentants que le genre *Ceratium.* Dans le golfe de Marseille surtout, il ne paraît y avoir que quelques variétés du *Peridin. divergens*, et encore sont-elles assez rares. Sur cent Péridiniens récoltés, quatre-vingt-dix-huit sont des Ceratium, un se rapporte au genre *Peridinium* ou au genre *Dinophysis* et un aux divers autres genres. Cette proportion indique suffisamment la rareté des Peridinium.

Ce genre comprend un assez grand nombre d'espèces dans les eaux douces (mares, étangs). Tel est le *Peridin. cinctum* Ehrbrg. Je ne sais si, comme les Cératiens, ce genre est représenté dans les lacs (1).

La forme du corps est caractéristique. C'est un cône divisé en deux parties à peu près égales par un sillon transversal; la base est toujours munie de deux cornes et le sommet, dirigé en arrière pendant la locomotion de l'animal, se prolonge plus ou moins en pointe. A la partie antérieure et sur la ligne médiane est une dépression qui existe ou non, et qu'il ne faut en aucun cas confondre avec l'échancrure buccale des Cératiens. En communication avec l'intérieur du corps dans ces derniers, c'est une simple dépression de toute part limitée par la cuticule chez les Peridinium. Que cette dépression fasse ou non défaut, la cuticule est interrompue en un seul point du corps. L'échancrure ventrale est, en effet, un trou placé sur la ligne médiane, à une faible distance du bord antérieur, et reporté, si la dépression ne manque pas, plus en arrière, à peu de distance du fond de la dépression (pl. III, fig. 47).

Cornes. — Les cornes sont au nombre de trois, dont deux antérieures et la troisième postérieure. Par suite de l'épaisseur de la cuticule, de beaucoup supé-

(1) Von Dr. Othmar E. Imhof (*loc. cit.*, pag. 466), a trouvé depuis le *Peridinium tabulatum* dans les lacs de la Suisse.

rieure à celle des Cératiens, les modifications tenant à la direction des cornes, à leur développement en longueur ou à leur réduction, si fréquentes dans ce dernier genre, deviennent, au contraire, peu communes dans les Peridinium. Aussi on peut dire d'une manière générale que les deux cornes antérieures, de longueur sensiblement égales, divergent dans toute leur étendue et se prolongent toujours en avant. Sans doute on constate quelquefois la déviation des cornes, mais jamais elle ne va jusqu'à les rabattre en arrière.

Chez certaines espèces (*Protoperidinium* Bergh), ces cornes, surtout développées en largeur, sont soutenues par des rayons ou piquants internes qui ne sont autre chose qu'un dépôt cuticulaire. La même disposition se retrouve dans le genre *Parrocelia* et nous verrons que c'est là le point de départ de l'état particulier présenté par les *Postprorocentrum.*

La forme de ces cornes est bien différente de celle que les Cératiens présentent. Cylindriques dans ces derniers, les cornes antérieures sont coniques dans les Peridinium, effilées à leur extrémité libre, en général élargies à leur base, en tous cas très aplaties.

La corne postérieure ne se délimite pas très bien du corps. Elle est presque toujours tronquée à son extrémité postérieure ; quelquefois elle est effilée (pl. I, fig. 17).

Échancrure ventrale. — L'échancrure des Cératiens, nous l'avons vu, est librement ouverte en avant, à la face ventrale. Elle est limitée de tous les autres côtés, à droite et à gauche, en arrière et tout le long de la face dorsale. Si on suppose que cette échancrure disparaisse par suite d'un dépôt cuticulaire, sauf en un point d'ailleurs très petit, on réalise la disposition des Peridinium (1). Le *Peridin. divergens,* Ehrbrg., est typique à ce point de vue. On voit en effet (pl. XV, fig. 39, Bergh), que là où serait l'échancrure ventrale des Cératiens est un dépôt de cuticule. Cette substance y est moins épaisse que partout ailleurs. Elle présente en outre à égale distance, entre le bord antérieur du corps et les extrémités ventrales du sillon transversal, une petite ouverture ovalaire, la seule du reste que le corps montre. Chez d'autres espèces, la disposition est un peu différente. Le dépôt de cuticule a eu lieu et la bouche est également une fente ovalaire. Mais la portion de cuticule comprise entre la bouche et le bord antérieur du corps, s'est ensuite détruite et à sa place existe une dépression plus ou moins profonde, sans doute formée en vue de l'ornementation de l'animal. Sur les lèvres de cette

---

(1) Déjà, chez certains Cératiens, l'échancrure ventrale se réduit par suite du rabattement à la face ventrale du bord antérieur dorsal ou plus exactement par la formation d'un dépôt cuticulaire qui transforme l'échancrure en un vaste trou. Ce dépôt cependant acquiert peu de développement.

dépression sont des piquants plus ou moins développés. Il faut les considérer comme le reste du bord antérieur préexistant (pl. III, fig. 47).

Ainsi considérée, l'ouverture buccale des Peridinium n'est qu'une modification de l'état primitif conservé chez les Ceratium. Mais ne peut-on avec Bergh retourner cette explication ? En d'autres termes, la bouche des Peridinium n'est-elle pas plus primitive que celle des Cératiens? Qu'il me suffise pour le moment de rappeler que le dépôt d'une enveloppe chez les organismes inférieurs (Protistes et Protozoaires) suppose une différenciation que les moins évolués parmi eux ne possèdent pas. Cette enveloppe a en effet pour résultat d'arrêter les contours du corps et plus elle sera complète, plus ceux-ci seront délimités. J'aurai d'ailleurs à revenir sur l'infériorité organique des Ceratium comparée à celle des Peridinium, à propos de la phylogénie des Infusoires cilio-flagellés.

Flagellum. — De l'ouverture buccale sort le flagellum. Pas plus que dans les Cératiens, cet appendice n'a d'ouverture particulière. Il est identique à celui de ces derniers.

Sillon transversal. — Il constitue une bande transversale, plus ou moins régulière, plus ou moins large, garnie sur le bord postérieur de cils locomoteurs. Comme dans les Cératiens, il se termine de chaque côté de l'échancrure ventrale, c'est-à-dire du dépôt cuticulaire qui en tient lieu. Si ce dépôt manque, les extrémités du sillon arrivent jusque sur les bords de la dépression antérieure, homologue de cette échancrure ou de ce dépôt. La seule différence qui existe entre un *Ceratium* et un *Peridinium*, au point de vue du sillon transversal, c'est que dans ce dernier genre le sillon et la bouche ne sont plus en rapport direct. En d'autres termes, le sillon transversal a gardé la même position que dans les Cératiens, tandis que la bouche s'est éloignée et n'a pas conservé les rapports qu'elle avait avec la ceinture vibratile. C'est une migration qui rappelle la migration de l'anus dans les Oursins irréguliers.

Malgré cette disposition, les cils contribuent pour une large part à la préhension des aliments, aidée d'ailleurs par le balancement du flagellum et la locomotion de l'animal. A ce propos, je crois utile de rappeler que Bergh oriente les Péridiniens d'une façon tout opposée à celle que j'ai adoptée, c'est-à-dire qu'il dirige les cornes supérieures en arrière. La partie antérieure étant la région qu'un animal porte généralement en avant dans la locomotion, on ne doit changer cette orientation que si des dispositions anatomiques particulières le commandent. Ici, rien de pareil. J'ai donc orienté les Péridiniens comme tous mes prédécesseurs l'avaient fait, à l'exception de M. Bergh.

Cuticule. — Plus épaisse que dans les Cératiens, la cuticule présente en général une différenciation beaucoup plus grande. Ehrenberg, Claparède et Lachmann, Bergh enfin, pour ne citer que les plus importants, ont décrit la cuticule comme parquetée.

Elle présente en outre des dépôts plus denses qui affectent la forme de rayons unis les uns aux autres. Ces rayons forment donc un treillis composé de polygones à côtés plus ou moins nombreux. Tel est le cas du *Peridin. divergens* Ehrbrg. Ces rayons ont une épaisseur variable : en effet, ils apparaissent tantôt comme une double ligne (*Peridin. divergens*), tantôt comme une ligne simple (variété de *Peridin. divergens*, pl. III, fig. 47). Dans certaines variétés ou espèces (pl. III, fig. 46 et 47), ces lignes sont ou non en rapport les unes avec les autres.

La présence de ces rayons ne saurait caractériser le genre *Peridinium*, puisqu'on les retrouve dans la plupart des genres, ni même le distinguer du genre *Ceratium* dans lequel le *Cerat. gibberum* en possède.

Quelquefois même la cuticule est entièrement homogène, sans ornementation aucune, comme chez un grand nombre de Cératiens. Tel est le cas des diverses variétés du *Peridin. divergens* figurées planche I, figure 17 et planche III, figure 52, etc.

En somme, les différences de dépôts de la cuticule, quels qu'ils soient (cercles, rayons, piquants, etc.), ne peuvent distinguer deux genres de Péridiniens.

Parenchyme. — On ne trouve aucune trace de parenchyme cellulaire dans les dessins de Bergh relatifs tant aux Peridinium qu'aux Ceratium, et Claparède et Lachmann laissent ce point de côté même dans leurs descriptions. Ces trois naturalistes ne figurent que les kystes contenus dans ces genres (Bergh, pl. XV, fig. 38 ; Clap. et Lachm., 2e partie, pl. 13).

Je n'ai à mon tour constaté le parenchyme cellulaire que dans deux variétés du *Peridin. divergens*, Ehrbrg. (pl. III, fig. 46 et 47). Je ne saurais donc présenter rien de général à ce sujet. Cependant, en ne considérant que deux variétés, on constate une identité absolue avec ce que les Cératiens nous ont montré. Le protoplasme périphérique est très développé et parfaitement hyalin. Ramassé à gauche du corps où il constitue une masse granuleuse légèrement jaunâtre, le protoplasme central entoure un noyau circulaire, hyalin et muni d'un petit nucléole central. Ce noyau est en arrière du sillon transversal, position que nous avons constatée comme la plus fréquente dans les Ceratium.

Phosphorescence. — Les mêmes objections qui ont été avancées à propos de la phosphorescence des Cératiens s'appliquent également aux Peridinium.

Reproduction asexuelle. — En 1855, Allman décrit le kyste du *Peridinea uberrima*, dans lequel il croit que le noyau a persisté. Ce noyau serait ensuite le siège d'une bipartition.

Claparède et Lachmann ont consacré, dans leurs études sur les Infusoires et les Rhizopodes (2e partie, 1860-1861), un chapitre spécial aux divers états des Péridiniens et de leurs kystes. Au moment de se reproduire, les Peridinium sont ou paraissent complètement immobiles, entièrement dépourvus de flagellum et du sillon cilié caractéristique et affectent une des trois formes suivantes : tantôt ils sont contractés dans leur cuirasse habituelle, tantôt ils sont nus, la cuirasse étant tombée ; d'autres fois enfin ils sont enfermés dans un kyste particulier, ayant la forme d'un croissant, incolore et transparent, à extrémités pointues et plus ou moins recourbées. Suivant l'un ou l'autre de ces états, le contenu du kyste varie : 1° il rappelle dans sa forme générale l'aspect ordinaire des Peridinium ; 2° c'est une matière granuleuse renfermant des gouttelettes d'huile colorée. Des modifications peuvent se présenter ; c'est ainsi que, par exemple, les coques en croissant, au lieu de renfermer chacune un seul kyste, en contiennent plusieurs. La forme en croissant peut d'ailleurs n'être pas encore complètement réalisée et la coque ne se prolonger en pointe qu'à l'une de ses extrémités.

Claparède considère cet enkystement comme ayant pour but la reproduction par division, mais il n'a pas saisi les relations qu'avaient entre eux ces divers états.

En 1878, Stein décrit une scissiparité chez le *Peridin. tabulatum* et le *Glenodinium cinctum*. Cette observation mérite confirmation, car cette prétendue scissiparité pourrait en somme n'être que l'accolement mal interprété de deux formes solitaires.

Depuis cette époque, aucun fait nouveau n'est venu, soit confirmer les données précédentes, soit jeter quelque lumière sur la reproduction encore si peu connue des Péridiniens.

J'ai rencontré, parmi les animaux flottants que j'ai pêchés dans le golfe de Marseille depuis 1881, certains kystes de Peridinium qui se rapprochent de ceux que Claparède a figurés, ainsi que certaines formes larvaires dont la connaissance comble une lacune, quoique bien des points soient encore inconnus. C'est à ce titre que je me décide à en donner la description.

Le 10 août 1882, parmi les nombreux Ceratium recueillis au filet flottant, se trouvait une espèce ayant quelque rapport avec le *Peridin. divergens* Ehrbrg., mais se rapprochant davantage encore d'un kyste particulier que Claparède a représenté planche XIII, figure 24. Cette espèce sera plus tard décrite comme une variété du *Peridin. divergens*. Elle est intéressante en ce sens qu'elle montre que les Peridinium, au moment de la formation de leurs kystes, se contractent en boule dans l'intérieur de leur cuirasse, en conservant leur flagellum et leur cein-

ture vibratile, contrairement à l'opinion émise par Claparède et Lachmann. Ces zoologistes croyaient, en effet (p. 71), à propos du *Cerat. (Peridinium) divergens* Ehrbrg., que « le Péridinien se contracte en boule et ne laisse plus rien reconnaître du sillon circulaire »; ailleurs ils disent également qu'à cet état le flagellum n'existe plus. Or, chez la variété du 10 août, l'existence du sillon transversal, garni de très longs cils vibratiles, ne peut pas plus être niée que celle du flagellum, que l'on aperçoit très nettement à droite de la figure 17 de la planche I, à la base de la corne antérieure. Cette variété, avec son kyste parfaitement formé, se meut aussi rapidement que n'importe quelle espèce de Peridinium, au moyen de ses cils locomoteurs. Son kyste, légèrement déprimé à la partie médiane antérieure, est limité en dehors par une membrane très fine et partout continue. Il se constitue par une matière granuleuse, au milieu de laquelle sont des gouttelettes graisseuses ; le tout a une légère teinte jaune rougeâtre.

Si on suit pendant quelques heures ce Peridinium, au bout d'un temps qu'il est impossible de fixer, puisque nous ignorons le moment précis où le contenu cellulaire s'est enkysté, les cils du sillon transversal tombent; le flagellum a disparu, soit qu'il se soit détaché, soit qu'il ait été définitivement contracté. La seconde hypothèse semble cependant devoir être adoptée de préférence. Je n'ai pas figuré le kyste à ce moment, car il reproduit exactement tous les détails de la figure 17, planche I, abstraction faite du flagellum et des cils qui n'existent plus. Cet état correspond au stade représenté planche XIII, figure 24, par Claparède, mais on voit qu'il est précédé d'un stade intermédiaire entre le Peridinium normal et le Peridinium frappé d'une immobilité complète. Dans cet état, le kyste lui-même, dont la nature n'a pas changé, a pris un aspect cordiforme plus sensible.

Le 25 août, j'ai rencontré en très grande abondance, mais dépourvu de cuirasse, le même Péridinien. Il était sous forme d'un kyste, limité par une fine membrane extérieure et constitué par des vésicules graisseuses brunâtres, plus ou moins nombreuses suivant les points. La forme en cœur était très accentuée ; il montrait un commencement de tripartition, indiquée surtout dans la dépression antérieure (pl. I, fig. 18). J'ai essayé, mais en vain, d'élever ces kystes nus, de sorte que leur évolution subséquente m'échapperait complètement si, à quelque temps de là, je n'avais recueilli certaines formes larvaires de Péridiniens, qui indiquent d'une façon certaine comment les kystes nus s'entourent d'une enveloppe particulière, qui sera à son tour remplacée par une cuticule définitive.

Ces larves, très fréquentes au mois de novembre, peuvent d'après leur contenu se rapporter à deux types, dont l'enveloppe est identique et affecte la forme d'un croissant incolore, transparent, à cornes longues et grêles, divergentes ; l'une des cornes est chez quelques-unes plus recourbée de façon à se rapprocher de l'autre corne (pl. I, fig. 29-30). L'intérieur du kyste est, en effet, constitué tantôt par

une masse indivise, granuleuse avec gouttelettes d'huile, ayant une coloration jaune clair (pl. I, fig. 29), tantôt par une substance de nature identique, mais inégalement segmentée en deux (pl. I, fig. 30). Cet état fait, sans aucun doute, suite au précédent.

Il semble donc résulter de ces observations que le kyste des Peridinium, après avoir perdu sa cuirasse habituelle, garde un certain temps une fine membrane limitante externe, puis, que cette membrane, au lieu de continuer à rester appliquée immédiatement sur le contenu interne, croît en diamètre et s'écarte de plus en plus de la surface du kyste, de manière à lui permettre de se segmenter. En augmentant en diamètre, elle affecte la forme d'un croissant ou plutôt d'un fond de bateau, dont les extrémités se relèvent en cornes. La forme particulière de l'enveloppe doit certainement avoir pour but de faire flotter ces kystes, c'est-à-dire, de les disperser.

On peut suivre toutes les manières d'être intermédiaires entre les *kystes nus* et les mêmes kystes à forme de croissant. Si on se reporte aux figures 18, 24, 29 et 30 de la planche I, elles montrent que l'enveloppe très mince des kystes *nus* s'écarte peu à peu de la substance granuleuse interne pour réaliser enfin la forme en croissant. De même, si on examine les figures données par Claparède (pl. XIII, fig. 10, 12, 13, 14, 15), on constate une transition encore mieux ménagée entre les états successifs des kystes de Peridinium. Le kyste nu montre déjà l'indice d'une bipartition (fig. 10) ; puis la scission devient plus accentuée et l'enveloppe externe plus nette (fig. 12 et 13); celle-ci se relève ensuite en corne à l'une de ses extrémités (fig. 14) ; les cornes sont enfin entièrement formées (fig. 15) et la bipartition du kyste est effectuée ou ne tarde pas à se réaliser.

Les phénomènes de segmentation qui suivent la division du kyste primitif en deux peuvent se résumer ainsi : les deux kystes renfermés dans une coque commune (pl. I, fig. 30) vont eux-mêmes se diviser, de façon à réaliser dans la même enveloppe la formation de huit kystes, identiques entre eux. Ce stade a été figuré par Claparède (pl. XIII, fig. 20). Ces kystes présentent chacun un commencement de bipartition, indiquée par les dépressions opposées de la ligne équatoriale. Une dépression à la partie antéro-médiane divisera à son tour la partie supérieure du kyste en deux, de sorte que, cette scission achevée, la même coque contiendra vingt-quatre kystes. Si on suppose la tripartition de chacun d'eux, on réalise enfin la formation de soixante-douze kystes, dont le volume sans cesse croissant déterminera la cassure de la coque commune et leur mise en liberté. Ce dernier phénomène me semble démontré par l'existence de formes larvaires, qui ne sont que des modifications morphologiques légères des kystes précédents.

Le 4 novembre, en effet, je trouvais des *kystes* particuliers (pl. I, fig. 25), dont

la nature larvaire n'était pas douteuse, mais dont la signification m'aurait échappé, si, à côté, je n'en avais recueilli d'autres plus avancés (pl. I. fig. 26). Ceux-ci dont la forme est ovoïde, sont divisés en deux parties inégales par un sillon transverse garni de cils très nets et assez longs, identique au sillon transversal caractéristique des Péridiniens. La moitié supérieure, la moins volumineuse, présente à sa partie terminale deux petits mamelons pointus, ébauche des futures cornes antérieures ; quant à la moitié inférieure, dont la paroi gauche est déprimée à la base, elle se termine en une pointe, rudiment de la corne postérieure. L'intérieur du corps est constitué par une matière amorphe, avec gouttelettes d'huile, dont la teinte est légèrement jaunâtre. Si à cette larve on compare les kystes précédents, recueillis le même jour et figurés planche I, figure 25, à part l'absence du sillon transversal chez ceux-ci, on remarque une similitude parfaite de constitution avec celle-là.

Les kystes de Peridinium', débarrassés de leur enveloppe commune, mais ayant chacun une membrane externe d'abord très fine, voient cette membrane augmenter d'importance, s'épaissir et se prolonger en cornes, qui se dessinent au début comme de simples saillies légèrement pointues. Ce n'est que plus tard que le sillon transversal apparaît. La formation de ce sillon m'échappe complètement; mais on peut cependant dire que, tardive chez certaines espèces (variété α de *Peridin. divergens*, pl. I, fig. 17), elle est, au contraire, précoce chez d'autres larves, que je n'ai pu malheureusement pas déterminer, mais dont la description suit.

Certaines de ces larves (10 août 1882) ont un sillon transversal très net et garni de longs cils. La figure 31 de la planche I en montre une avec sa forme sphérique parfaite, un sillon transversal qui la divise en deux moitiés égales, mais dont les cornes ne sont pas encore indiquées par la moindre saillie. Cette larve montre à sa surface les détails de la cuirasse, tels que réticulations et ponctuations.

D'autres larves (pêche du 10 août également) ont une forme ovoïde; le sillon transversal large et entièrement formé, divise le corps en deux moitiés inégales. Chez elles comme chez les précédentes, nulle trace des cornes (fig. 27).

Enfin, à la même époque, j'ai recueilli une autre larve, se rapprochant des premières décrites. Sa forme est celle d'une sphère divisée en deux portions égales par un sillon transverse : la moité inférieure est régulière, mais la supérieure est légèrement comprimée sur ses bords et aplatie à la face antérieure. Le sillon transversal n'est pas une bande circulaire parfaite, mais présente en son milieu une dépression ou pli, qui lui donne un aspect caractéristique. La cuirasse offre les mêmes détails d'ornementation que celle de la larve figurée planche I, figure 31; en outre, elle a en certains points des épaississements de la cuticule qui se prolongent à l'extérieur, où ils constituent des piquants (pl. I, fig. 28).

Les larves des Péridiniens présentent donc une très grande différenciation morphologique : parmi elles, les unes ont un sillon transversal sans avoir encore de cornes, les autres offrent la disposition inverse.

De ce qui précède, il résulte donc que dans les Péridiniens la reproduction asexuelle procède de la façon suivante : enkystement, disparition de la cuirasse et mise en liberté du kyste; bipartition incomplète de celui-ci, accompagnée de la formation d'une coque en croissant; scission complète du kyste et segmentation des kystes secondaires formés de manière à réaliser d'autres kystes dont le nombre est un multiple de 4 ou de 3; mise en liberté de ces kystes, formation pour chacun d'eux d'une enveloppe définitive; enfin apparition des cornes sous forme de petites saillies et du sillon transversal, dont la formation suit ou précède celles-là.

Tels sont les résultats généraux que j'ai cru devoir indiquer chez les Péridiniens, et relatifs à leur reproduction asexuelle. Bien des points ne sont pas élucidés, notamment la formation du sillon transversal et celle de l'ouverture buccale. L'impossibilité de tenir longtemps en captivité les Infusoires cilio-flagellés, à cause de leur régime biologique particulier, explique les nombreuses lacunes qui restent à combler. Les Péridiniens d'eau douce devant mieux se prêter à l'expérimentation, c'est sur eux qu'il faudrait tout d'abord, je crois, porter l'attention.

## DESCRIPTION DES *PERIDINIUM* DE MARSEILLE.

Ce genre n'est représenté dans le golfe de Marseille que par quelques variétés du *Peridin. divergens* Ehrbrg., ne différant entre elles que par des détails assez peu importants.

### 1° VARIÉTÉ α.

(Pl. I, fig. 17.)

Le corps est un ovoïde, divisé inégalement par un sillon transversal circulaire et garni sur le bord inférieur de longs cils. La moitié inférieure, la plus petite des deux, se prolonge postérieurement en une corne courte, mince, conique, effilée à son extrémité libre. La moitié supérieure se continue en avant par deux cornes de longueur égale, courtes, divergentes, terminées en pointe aiguë, à base large. Chacune d'elles présente vers le milieu du bord interne un coude très prononcé, au-dessous duquel est une petite dépression concave qui, avec celle du côté opposé, constitue un fer à cheval.

A la base de la corne droite existe un assez long flagellum dont l'origine réelle n'est pas indiquée sur la figure 17, laquelle représente la variété α vue par la face dorsale.

Quant à l'ouverture buccale, elle est identique à celle de la variété β. C'est une fente ovalaire placée en arrière de la dépression antérieure et légèrement déviée à droite.

La cuticule enfin est hyaline, assez épaisse et parfaitement homogène. Nulle trace des ornementations (parquet et rayons) du *Peridin. divergens.*

Station : vallon des Auffes, Carry, Ratoneau, etc. Assez fréquente.

### 2° VARIÉTÉ β.

(Pl. III, fig. 52.)

Le corps dont le volume est de beaucoup inférieur à celui de la variété précédente, est un ovoïde dont l'extrémité inférieure se prolonge en une corne qui se délimite assez nettement du corps grâce à deux dépressions basilaires. Cette corne, de forme conique, est tronquée à son extrémité libre, comme d'ailleurs chez la plupart des Peridinium.

Les cornes antérieures ne diffèrent sensiblement pas de celles de la variété α. La gauche seule se distingue par la disparition de la saillie qui occupait dans cette dernière le bord interne des cornes droite et gauche.

Le sillon transversal divise le corps en deux parties inégales. Il est très large et régulier. Enfin, la cuticule est hyaline et homogène.

Cette variété ne se distingue donc de la variété α que par la forme un peu différente de la corne antérieure gauche et de la corne postérieure.

Station : vallon des Auffes. Rare.

### 3° VARIÉTÉ γ.

(Pl. III, fig. 46.)

Elle tient le milieu entre la variété α et la variété β. Elle a les cornes antérieures de celle-là et la corne postérieure de celle-ci.

La cuticule présente des lignes d'épaississement très fines, unies ou non entre elles.

Station : vallon des Auffes et Carry. Assez commune.

4° VARIÉTÉ δ.

(Pl. III, fig. 47.)

Sa forme conique est typique. La corne postérieure, qui continue insensiblement le corps en arrière, est effilée comme dans la variété α. La dépression antérieure, profonde, au lieu d'occuper la ligne médiane, est sensiblement déviée de gauche à droite. Les cornes antérieures rappellent celles des variétés précédentes, mais la saillie qui occupe le bord interne de la corne droite, au lieu d'être arrondie comme dans ces variétés, se prolonge sous forme de piquant.

La cuticule présente des lignes d'épaississement qui ne diffèrent de celles de la variété γ que par leur distribution.

Station : vallon des Auffes. Assez commune.

En somme, les variétés dont je viens de donner une courte description, ne se différencient les unes des autres que par des détails tout-à-fait secondaires, et si on les rapproche des variétés que Bergh a figurées (pl. 15, fig. 42-44), on voit que toutes sont des modifications légères d'un même type, le *Peridin. divergens*, Ehrbrg.

## III. — GENRE *DINOPHYSIS.*

Ce genre, créé en 1839 par Ehrenberg, fut d'abord placé parmi les Ophrydiens et définitivement rattaché aux Péridiniens par ce naturaliste. En 1858, Claparède et Lachmann démontrent la parenté de ce genre avec les Ceratium et découvrent sur le sillon transversal des cils locomoteurs dont la présence a été admise par le créateur de ce genre, sans qu'il eût pu la constater. Enfin, Bergh admet le genre *Dinophysis* tel qu'il a été conçu par Claparède.

Je réunis à ce genre le genre voisin *Amphidinium*, que les auteurs précédents ont considéré comme distinct. La seule différence qui ait été signalée entre eux consiste dans la disposition, chez les Amphidinium, de la lame saillante, voisine de la bouche chez les Dinophysis. Or, je ne pense pas que la présence de cette lame puisse caractériser le genre *Dinophysis*, puisqu'on la retrouve dans les *Diplopsalis.* Au contraire, la réduction exagérée de la région inférieure et la migration de la bouche à droite du corps, non loin de la région antérieure, caractères que possèdent en commun les seuls genres *Amphidinium* et *Dinophysis*, me paraissent avoir une valeur bien autrement significative. Les Amphidinium forment donc un sous-genre caractérisé par l'absence de la lame péribuccale. Ainsi compris, ce sous-genre

me paraît exempt de toute critique, surtout si on ajoute qu'il ne possède en aucun cas des prolongements en forme de cornes, lesquels, bien qu'ils y soient très réduits en général, existent dans le sous-genre *Dinophysis*.

Le corps, très aplati sur ses deux faces, aux contours très irréguliers, peut être comparé (Claparède) à un pot à lait, muni de son anse et d'un couvercle. Le pot lui-même est représenté par la moitié antérieure du corps, le couvercle par la moitié postérieure excessivement réduite. Entre les deux est le sillon transversal garni de cils locomoteurs. L'anse enfin se constitue par deux lames parallèles, très minces, soutenues ou non par des rayons cuticulaires, surtout développées à droite du corps et entre lesquelles se trouverait (Claparède) la bouche d'où sort le flagellum. A part la position de la bouche qui est bien différente, tel est le schéma exact d'un *Dinophysis*. Voyons successivement chacune de ces parties.

Couvercle. — Le couvercle des Dinophysis, homologue de la région inférieure des Ceratium et Peridinium, a la forme d'une cupule renversée, c'est-à-dire tenant à la région antérieure du corps (pot à lait) par le milieu de sa face convexe. Le vide compris entre les bords de cette face et la base de la région antérieure correspond au sillon transversal. Tel est le cas de *Dinoph. Allieri*, nov. spec., *Dinoph. acuminata*, Clap., etc.

Souvent aussi le couvercle a sa face concave tournée en avant et dans laquelle est enchâssée la base de la région antérieure. Toutefois, le sillon transversal sépare très nettement ces deux régions. Cette disposition existe notamment dans *Dinoph. ovata*, Clap., *Dinoph. rotundata*, Clap., et *Dinoph. lævis*, Clap., tel que Bergh l'a figuré planche XV, figure 55.

De ces deux états, le dernier suppose sans contredit une différenciation moins grande que la forme « en cupule renversée » et établit une transition entre celle-ci et l'aspect que la région inférieure présente dans les Peridinium. Tous deux sont susceptibles à leur tour de modifications secondaires, telles que aplatissement, réduction, etc., qui seront signalées à propos de la description des Dinophysis du golfe de Marseille.

Pot a lait. — La région antérieure du corps, dont le développement relatif est caractéristique, doit être considérée comme formée de deux parties distinctes : l'une centrale (pot à lait), l'autre périphérique (anse). Le genre *Dinoph. Jourdani*, nov. spec. (pl. III, fig. 55) est, à ce point de vue, typique ; car il nous montre que l'anse n'est pas exclusivement cantonnée dans le voisinage de la bouche comme dans certaines espèces, mais que primitivement elle entourait complètement, et c'est ici le cas, la région centrale. Si on se reporte successivement aux *Dinoph. Jourdani*, *acuta* (Bergh, fig. 48), *Allieri* (pl. III, fig. 54) et au *Dinoph.*

*tripos* (pl. III, fig. 53), on voit l'anse, d'abord très développée, se réduire insensiblement pour n'être ensuite représentée que par une lame située à droite du corps.

L'anse, qu'elle entoure complètement ou non la région centrale, a une forme toujours différente de celle-ci, très variable, mais constante pour une même espèce. Elle est formée de deux lames unies entre elles par leur bord libre, et qui divergent ensuite pour aller se confondre avec la cuticule de la région centrale. Ces lames limitent donc un vide occupé par un parenchyme hyalin, qui se continue directement avec celui de la région centrale, le dépôt cuticulaire qui limite celle-ci en dehors ne constituant pas une séparation réelle.

La région centrale, dont la forme est très irrégulière, a généralement une base, un sommet, deux faces et deux côtés. La base a une longueur égale ou non à celle du couvercle. Plus grande par exemple dans le *Dinoph. acuminata*, Clap., égale dans le *Dinoph. ventricosa* (Clap. et Lach., pl. XX, fig. 20), elle est beaucoup plus étroite dans le *Dinoph. Allieri*. Le sommet est tantôt arrondi (*Dinoph. lævis*, fig. 55, Bergh), tantôt prolongé en une ou plusieurs cornes (*Dinoph. tripos*, etc.) qui ne sont plus représentées que par une saillie chez d'autres espèces (*Dinoph. acuta*). Les deux faces sont aplaties et identiques. Enfin les deux côtés, le plus souvent dissemblables, sont occupés par une cuticule en ce point plus épaisse que dans les autres parties du corps.

A quoi correspondent l'anse et la région centrale? D'après Claparède et Lachmann, l'anse trouve son analogue dans l'échancrure ventrale des Ceratium, tandis que la région centrale correspond à la moitié antérieure de ces Péridiniens. C'est là un faux rapprochement basé sans doute sur une erreur d'observation. Ces éminents naturalistes n'ont, en effet, pas très bien compris la constitution de l'anse, qui « se compose de deux lames parallèles, entre lesquelles se trouve comprise l'échancrure ventrale. » Bergh a montré, en effet, d'abord que l'échancrure ventrale est placée en dedans de ces lames, c'est-à-dire, qu'elle dépend de la région centrale et ensuite que ces deux lames, soudées entre elles sur leur bord libre, sont en communication directe avec le reste du corps (Schéma, fig. 54, pl. 15, Bergh). Ceci bien établi, je reviens à la question précédemment posée.

Si on suppose un Ceratium pourvu de cinq cornes à la partie antérieure (le *Ceratium quinquecorne*, avec ses quatre prolongements supérieurs autorise cette hypothèse), on réalise la région centrale du *Dinoph. Jourdani* et de son anse. Celle-ci serait donc l'homologue des cornes. Mais ces cornes diffèrent de celles des Cératiens par leur aplatissement, et leur faible consistance a entraîné la localisation de la cuticule sous forme de rayons cuticulaires. Ces caractères qui les distinguent des cornes de Ceratium les rapprochent des Peridinium, dans lesquels les cornes sont aplaties et soutenues ou non par des rayons. L'hypothèse que j'ai émise plus haut est confirmée par les faits. Quoi de plus naturel dès lors que

d'admettre chez certains Dinophysis la réduction de ces cornes, ou même leur disparition complète *(Amphidinium)*?

En somme, je considère l'anse des Dinophysis comme l'équivalent morphologique des cornes des Ceratium, le genre Peridinium formant une transition entre ces deux états. Dans quel but les cornes cylindriques des Ceratium ont-elles subi un aplatissement, qui a d'ailleurs intéressé tout le corps? On peut voir dans cette différenciation le résultat d'une adaptation plus complète à la vie pélagique. Il est, en effet, incontestable que, dans les Ceratium et les Peridinium, par suite de sa position là où le corps offre le plus grand diamètre, le sillon transversal a, au point de vue de la locomotion, un rôle bien plus énergique que la ceinture vibratile presque entièrement atrophiée des Dinophysis. L'observation directe confirme d'ailleurs ce résultat et la progression *active* des Dinophysis est bien moins rapide que celle des Ceratium et des Peridinium. Cette infériorité est compensée par l'aplatissement des cornes et du corps, qui mieux que dans les genres précédents, flotteront *passivement*. Les Dinophysis sont donc des formes dérivées des Peridinium et adaptées à la vie pélagique active; ils tendent même à devenir pélagiques passifs (1). Ceci explique leur rareté près des côtes, ainsi que leur absence dans les lacs (voir le chapitre consacré à la faune pélagique lacustre dans mes *Recherches sur la faune pélagique du golfe de Marseille*) (2). De ce qui précède il résulte, en définitive, que la région centrale des Dinophysis correspond à la moitié antérieure du corps des Cératiens et que l'anse représente les cornes.

Échancrure ventrale.—L'échancrure buccale ou plus exactement l'ouverture ventrale est toujours située non loin du bord antérieur de la région centrale, sur le côté droit. Déjà, chez certaines variétés du *Peridinium divergens*, nous avons vu que cette ouverture est légèrement déviée de la ligne médiane et rejetée à droite. L'accentuation de cette déviation réalise l'état Dinophysis.

Cette ouverture est encore plus réduite que dans les Peridinium et on peut dire que l'origine apparente du flagellum indique le plus souvent la place de la bouche. Aussi, lorsque cet appendice est contracté, celle-ci s'aperçoit très difficilement. Chez le *Dinoph. inæqualis* (pl. I, fig. 11), même à l'état d'extension du flagellum, l'ouverture buccale est apparente et se voit très bien à la base de cet appendice. Dans cette espèce cependant, la déviation est beaucoup plus prononcée que dans les autres espèces; car, au lieu d'être à quelque distance du côté droit, la bouche touche ce côté lui-même, tout en restant néanmoins ventrale.

---

(1) La réduction du couvercle est donc une concentration identique à celle que nombre de pélagiques actifs présentent relativement aux types littoraux.

(2) Cette étude paraîtra dans le tome II des *Annales du Musée d'Histoire naturelle de Marseille.*

Sillon transversal. — Il constitue une ceinture partout ininterrompue ; cette disposition est typique. Contrairement à l'opinion de Claparède et Lachmann, les cils se trouvent implantés sur le bord postérieur de ce sillon et non sur le bord antérieur, comme d'ailleurs chez la plupart des Ceratium et des Peridinium. Quant à Bergh, il ne figure pas les cils dans les deux espèces de Dinophysis qu'il a recueillis. Le sillon transversal présente des modifications d'ailleurs assez peu importantes.

Notons enfin la séparation complète de ce sillon d'avec la bouche, séparation indiquée déjà, quoique moins accentuée, dans le genre *Peridinium*.

Cuticule. — La cuticule offre ici une différenciation beaucoup plus grande que celle des Ceratium et même des Peridinium. L'ornementation consiste souvent en petits polygones constituant un treillis qui intéresse la région centrale seule et qui quelquefois *(Dinoph. acuta)* se retrouve sur l'anse et le couvercle. Claparède et Lachmann, ainsi que Bergh, ont également figuré avec soin les épaississements de la cuticule que l'on remarque dans l'anse et le pot à lait, et même sur le sillon transversal. Ces épaississements se prolongent, mais très rarement, sur le couvercle *(Dinoph. Jourdani)*. Les divers aspects qu'ils prennent sont en général peu compliqués et jusqu'ici l'espèce où leur diversité est la plus grande est sans contredit le *Dinoph. Jourdani*. Ces dépôts ou rayons sont des épaississements de la cuticule ; ils sont par suite contenus dans cette enveloppe. Le schéma des Dinophysis donné par Bergh, planche XV, figure 53, représente ces dépôts comme internes, c'est-à-dire qu'ils seraient contenus dans le parenchyme cellulaire. C'est là une erreur; car, dans les divers Dinophysis de Marseille, ces dépôts sont contenus à la face dorsale et font partie intégrante de l'enveloppe.

Outre les ornementations précédentes, très communes dans les Dinophysis, on en trouve d'autres qui n'ont jamais été signalées dans ce genre. Certaines espèces en effet (*Dinoph. Jourdani*, *Allieri*, etc.), présentent des ponctuations identiques à celles que les Ceratium possèdent le plus souvent. Chez ces espèces, elles sont cantonnées à la région centrale.

Enfin, le *Dinoph. inæqualis* (fig. 21, pl. I) ne m'a présenté ni polygones ni ponctuations.

Parenchyme. — Le parenchyme se délimite en deux protoplasmes distincts, l'un périphérique, hyalin, parfaitement homogène, occupant exclusivement l'anse et le couvercle, ainsi que la plus grande partie de la région centrale, et l'autre granuleux, foncé ou légèrement jaunâtre, ramassé en une seule masse ou diffusé sous forme de granules. Le noyau nucléolé dans les quelques espèces de Dino-

physis que j'ai observées, est placé dans la région centrale. Dans le *Dinoph. Jourdani*, il est situé au niveau du sillon transversal.

## DESCRIPTION DES ESPÈCES DE *DINOPHYSIS* DE MARSEILLE.

### 1° Dinophysis Jourdani Mihi.

(Pl. III, fig. 55.)

Dans cette espèce, que je dédie à mon ami M. Jourdan, professeur à la Faculté des Sciences de Marseille, l'anse est très développée. Elle entoure complètement la région centrale et se prolonge en cinq points différents sous forme de cornes. On distingue, en effet, une corne latérale droite, deux cornes latérales gauches et deux cornes antérieures. Chacune d'elles a une longueur et une largeur propres. Toutes sont soutenues par un rayon cuticulaire, rectiligne ou légèrement courbe, garni dans sa moitié externe de dentelures épaisses et courtes et qui à sa base se confond avec l'épaississement de la région centrale. Celui-ci entoure cette région ainsi qu'une portion du couvercle, dont le bord libre, convexe, est plus allongé que la base de la partie antérieure.

Le sillon transversal très large a l'aspect d'un angle obtus pendant son parcours sur la face dorsale.

A la partie antérieure et à droite de la région centrale, la cuticule montre des ponctuations d'ailleurs peu nombreuses.

Un flagellum assez long indique la place de l'ouverture buccale, située entre la corne latérale droite et la corne droite antérieure, mais plus près de celle-là.

Le noyau très volumineux et hyalin se trouve au niveau du sillon transversal. Il est de toutes parts entouré par un parenchyme granuleux et jaune clair qui se prolonge en arrière de la ceinture vibratile.

Station : vallon des Auffes (un seul individu, le 9 août 1883).

### 2° Dinophysis Allieri Mihi.

(Pl. III, fig. 54 et 54 A.)

Cette espèce, dédiée à mon ami Gaston Allier, a une taille bien inférieure à celle de l'espèce précédente, dont elle diffère par un grand nombre de caractères.

L'anse est très réduite à gauche tandis qu'elle est plus développée à droite, où elle présente trois rayons simples et de longueur inégale.

La région centrale a une base plus courte que le couvercle dont le bord libre est aplati. Elle se prolonge au sommet sous forme d'une saillie conique dirigée de gauche à droite et assez distincte du corps. Cette saillie est ornée, comme la région centrale, de ponctuations sphériques, volumineuses et espacées entre elles.

Un très petit noyau, muni à son centre d'un nucléole brillant, est placé à peu de distance du rayon supérieur de l'anse. Le parenchyme granuleux est diffusé dans le protoplasme hyalin. Je n'ai pas figuré le contenu cellulaire pour montrer plus nettement les détails de la carapace.

Station : Carry (assez abondante), vallon des Auffes; elle est commune au voisinage des îles.

### 3° Dinophysis inæqualis Mihi.

(Pl. I, fig. 21.)

Il diffère du *Dinoph. Allieri* par l'absence de rayons dans l'anse, la forme du prolongement antérieur de la région centrale, l'absence de ponctuations et par la position de l'ouverture buccale qui est latéro-ventrale.

Le noyau est très gros, foncé, ovalaire, dépourvu de nucléole et légèrement dévié à gauche. Le parenchyme enfin est identique à celui de l'espèce précédente.

Station : voisinage de Maïré, Carry; il est très rare au vallon des Auffes.

### 4° Dinophysis tripos Mihi.

(Pl. III, fig. 53.)

L'anse, très réduite chez les deux espèces précédentes, n'est ici plus représentée que par deux lames situées à droite de la région centrale. Elle a la forme d'un quadrilatère à côtés très inégaux. L'angle antérieur droit se relève en pointe et constitue une sorte de piquant. Elle contient un seul rayon qui semble la partager en deux.

La région centrale présente un prolongement antérieur comme les *Dinoph. Allieri* et *inæqualis*. Il est rectiligne et prolonge en avant l'axe du corps. A sa gauche il en existe un second, de nouvelle formation, plus court et décrivant une concavité tournée à droite.

De fines ponctuations occupent la région centrale tout entière.

La bouche a la même position que dans le *Dinoph. Jourdani*.

Le contenu est identique à celui de *Dinoph. Allieri*, mais le noyau est dévié à gauche.

Station : sud de Ratoneau (un seul individu).

## IV. — GENRE *PARROÇELIA* NOV. GEN.

Si on suppose un *Peridinium*, par exemple le *Protoperidinium pellucidum*, dépourvu de sillon transversal, on réalise le schéma du genre *Parrocelia*, que je dédie à mon ami Pierre Parrocel, licencié en droit.

Il faut considérer ce genre comme un rameau sorti de la souche cératienne et ayant suivi une marche parallèle au rameau Peridinium, dont il s'est ensuite écarté en s'adaptant au régime pélagique passif.

Ce genre est représenté dans le golfe de Marseille par le *Parrocelia ovalis*, nov. spec. (pl. III, fig. 48-48 A), dont j'ai recueilli quelques individus sur la partie méridionale de Ratoneau, et seulement un unique individu dans le vallon des Auffes, où sans doute il avait été entraîné par les courants venus de Maïré.

Le corps, plus aplati à la face ventrale qu'à la face opposée, a la forme d'un ovoïde, dont le petit bout se prolonge en une corne postérieure très réduite, tandis que l'extrémité arrondie est pourvue de deux cornes plus développées.

La corne postérieure, conique, à extrémité libre arrondie, se délimite à la base par deux petites dépressions latérales.

Les deux cornes antérieures, très aplaties, de volume différent, ont la forme d'un triangle dont la base se confond avec la cuticule du corps et dont l'angle opposé est effilé. Le côté interne porte vers le tiers inférieur de sa longueur une saillie aiguë, qui fait défaut à la corne gauche. Toutes deux sont soutenues par un rayon simple qui, dérivé de la cuticule du corps, vient se terminer à l'extrémité libre des cornes.

L'ouverture buccale est très peu différente de l'échancrure ventrale des Ceratium et on peut l'identifier à celle du *Ceratium hexacanthum*, quoique elle soit plus étroite et moins profonde; car, comme dans cette dernière espèce, elle n'est pas librement ouverte en avant, où elle est limitée par le rabattement à la face ventrale du bord antérieur dorsal du corps. Elle a une forme quadrangulaire irrégulière; son côté droit est renforcé par un épaississement cuticulaire.

Le flagellum sort de cette ouverture non loin de la base de la corne droite.

Le sillon transversal fait complètement défaut. Comment a-t-il disparu? Très probablement de la même façon que chez le genre *Postprorocentrum*, nov. gen., et pour le même motif (adaptation à la vie pélagique passive). Mais, tandis que entre celui-ci et le genre *Ceratium* se trouve un intermédiaire (genre *Prorocentrum*), on ne connaît aucune forme transitoire qui des Ceratium ou des Peridinium mène aux *Parrocelia*.

La cuirasse, d'une épaisseur assez grande, présente des ponctuations sur le

corps et la corne postérieure. Ces ponctuations sont allongées et non sphériques, comme dans la plupart des Ceratium.

Le parenchyme se différencie en un protoplasme central et un protoplasme périphérique. Celui-là est granuleux, jaune clair et reproduit en miniature l'aspect extérieur du corps. Il est de toutes parts entouré par le protoplasme périphérique, qui est hyalin, parfaitement homogène et qui, seul, existe dans les cornes antérieures.

Enfin le noyau sphérique, nucléolé, hyalin, est légèrement dévié à droite.

Au mois d'août, le *Parrocelia ovalis* porte un kyste qui rappelle celui du *Ceratium quinquecorne*. Au lieu, en effet, d'être indivis, comme dans la plupart des Peridinium (voir plus haut le chapitre consacré à la reproduction asexuelle du genre *Peridinium*), il se segmente (pl. III, fig. 48), alors qu'il est encore contenu dans le corps de l'animal, en plusieurs parties, qui ne tardent pas à se distinguer nettement les unes des autres (pl. III, fig. 48 A).

## V. GENRE *PROROCENTRUM*, EHRENBERG.

Le genre *Prorocentrum* a été établi par Ehrenberg pour un Infusoire particulier, abondant dans la mer Baltique, le *Prorocentrum micans* Ehrbrg., que Michaëlis avait connu, mais imparfaitement décrit. Ehrenberg, qui le premier constate la présence du flagellum, le place dans ses *Thécamonadiens* et le caractérise ainsi : « Animaux dépourvus d'œil, à cuirasse glabre, terminée par une dent frontale. » Abstraction faite des *estomacs* qu'il attribue au *Prorocent. micans*, le célèbre naturaliste allemand a parfaitement décrit cette espèce, la seule du genre.

Dujardin (*Inf.*, p. 240) la place également dans les Thécamonadiens, à côté du genre *Crumenula*, représenté par la *Crumenula texta* (pl. V, fig. 8, Dujard.) dont le test résistant et obliquement strié, ainsi que la présence d'un flagellum placé antérieurement, rappellent le test et le flagellum du *Prorocent. micans*. Celui-ci en diffère par la présence d'une dent frontale, par la striation un peu différente du test, striation figurée par Claparède (1[re] partie, 1858-59, pl. XX, fig. 8), enfin par les cils qui bornent le bord antérieur du corps.

Claparède et Lachmann *(lot. cit.)* rapprochent le *Prorocent. micans* des Péridiniens, se fondant sur l'existence de cils, qu'ils ont les premiers constatés dans cette espèce et trouvent dans la dent frontale l'homologue de la moitié inférieure du corps des Péridiniens, si réduite déjà dans les genres *Dinophysis* et *Amphidinium.*

Les Prorocentrum ne seraient donc que l'accentuation de l'état présenté par les Dinophysis. Or, dans la description du *Prorocent. micans*, Claparède, qui signalait l'existence de cils, les passe sous silence et dans la figure de cette espèce

on n'en trouve pas la moindre trace, en sorte que leur existence serait très problématique si Bergh n'avait recueilli cette espèce, dont il a figuré les cils (*loc. cit.*, pl. XV, fig. 56). L'hypothèse de Claparède sur la parenté du Prorocentrum et des Dinophysis ne semble pas devoir être acceptée. Cette discussion sera mieux à sa place, lorsque j'examinerai la phylogénie des Infusoires cilio-flagellés et où je m'occuperai également de l'opinion de Bergh qui fait dériver les Péridiniens du Prorocentrum, considéré en somme comme le prototype de la famille.

## VI. — GENRE *POSTPROROÇENTRUM* NOV. GEN.

Ce genre doit être considéré comme un Prorocentrum complètement dépourvu de cils. Il est représenté par deux espèces, le *Postprorocentrum ovale* et le *Postprorocent. maximum.* Celui-ci porte une dent frontale semblable à celle des Prorocentrum, celui-là n'en présente pas, de sorte qu'il s'éloigne, plus encore que les Parrocelia, du type primitif Cératien.

L'absence de la dent frontale, dernier reste des cornes des Ceratium, suffirait à créer pour le *Postprorocent. maximum* un genre nouveau, différent du Postprorocentrum qui serait représenté par le *Posprorocent. ovale.* Pour ne pas multiplier les divisions, surtout chez des formes qu'il faut considérer comme les divers degrés d'une même adaptation, je les réunis sous le nom générique de *Postprorocentrum.* Ce genre perd par suite son homogénéité.

### 1° Postprorocentrum ovale Mihi.

(Pl. I, fig. 23.)

Le corps, aplati sur ses deux faces opposées, a une forme ovalaire régulière, à bords légèrement convexes, à base arrondie. La face antérieure, décrivant une concavité tournée à droite et en avant, porte une dent frontale identique comme position et comme forme à celle du *Prorocentrum micans.*

A droite et à la base de cette dent se trouve une petite ouverture arrondie. Si on examine pendant quelque temps cet Infusoire, on ne tarde pas à voir sortir de cette ouverture un flagellum très mince, incolore, homogène, dont la substance est identique à celle du parenchyme périphérique. Au moindre mouvement que l'on imprime au porte-objet, le flagellum se rétracte complètement et l'ouverture se trouve de nouveau béante.

Les cils font entièrement défaut, ainsi que le sillon circulaire.

Le test est assez épais et ne présente pas les stries qui ornent la carapace du *Prorocentrum micans.*

Le parenchyme du corps est une masse protoplasmatique, différenciée en une

région périphérique, hyaline et homogène, et en une région centrale fortement granuleuse, colorée en jaune foncé. C'est, sans doute, à la couleur de ce protoplasme qu'il faut attribuer l'absence apparente du noyau.

Cette espèce se rapproche donc du *Prorocentrum micans*. Comme celui-ci, elle a un test et un contenu protoplasmique différencié en deux régions, une dent frontale et un flagellum. L'ouverture qu'elle présente doit également exister dans *Prorocent. micans*, chez lequel elle n'a été figurée ni par Claparède ni par Bergh. L'absence des cils constitue une démarcation bien tranchée entre ces deux espèces.

### 2° Postprorocentrum maximum Mihi.

(Pl. III, fig. 50.)

La taille de ce Péridinien est bien supérieure à celle de l'espèce précédente. Le corps est un ovoïde légèrement aplati, dont le petit bout arrondi est postérieur.

La face antérieure (base) est occupée par une ouverture buccale beaucoup plus volumineuse que dans le *Postprorocent. ovale*, mais la dent frontale n'existe pas.

De chaque côté de la bouche, le corps constitue deux proéminences, dans lesquelles le contenu cellulaire pénètre et qui rappellent celles que les parois du corps dessinent dans le *Postprorocent. ovale.*

Le flagellum, long et mince, sort de l'ouverture, sur le bord droit de celle-ci.

Les cils n'existent pas.

Le test, très épais, présente des lignes courtes, plus ou moins sinueuses, distribuées sans ordre apparent les unes à côté des autres.

Le parenchyme reproduit la même disposition que dans le *Postprorocent. ovale.* Le nucléus est ovalaire, nucléolé, hyalin et dévié à gauche.

Cette espèce que j'ai recueillie au Prado, est beaucoup plus rare que le *Postprorocent. ovale* dont j'ai pu me procurer quelques individus à Maïré et au vallon des Auffes.

## VII. — GENRE *PROTOCERATIUM*, BERGH.

Ce genre (1) est caractérisé par la position particulière de la bouche, placée à la partie médiane du corps et en rapport avec les extrémités ventrales du sillon transversal qui divise le corps en deux moitiés égales.

Nous avons vu précédemment que dans les Peridinium l'échancrure ventrale

---

(1) Voir plus haut.

typique (Ceratium) a été comblée en grande partie par un dépôt cuticulaire, sauf en un point antérieur qui constitue la bouche, sans que la position primitve du sillon transversal ait changé (*Peridinium divergens* Ehrbrg.). Si on suppose que ce dépôt cuticulaire, au lieu de manquer à la partie antérieure, se soit formé partout sauf à la partie médiane, on réalise l'état Protoceratium. Dans cette hypothèse, le sillon transversal, qui occupait le milieu du corps, n'a pas changé de place.

Une autre différence existe entre le genre *Peridinium* et le genre *Protoceratium.* Elle a trait à la présence constante des cornes chez celui-là, à leur absence chez celui-ci. Comme le genre *Protoceratium* n'est actuellement représenté que par trois espèces, les *Protocerat. aceros* Bergh, *tabulatum* (*Peridin. tabulatum* Ehrbrg.) et *Protocerat. densum*, nov. spec., toutes trois dépourvues de cornes, il convient, eu égard au peu d'espèces connues, d'admettre qu'il peut exister des Protoceratium munis de cornes rudimentaires; on donne par suite plus d'extension à ce genre, suffisamment caractérisé par la position particulière de l'ouverture buccale et nettement distinct des Peridinium.

### Protoceratium densum Mihi.

(Pl. II, fig. 40.)

Le corps est légèrement aplati sur ses deux faces. C'est un ovoïde dont les deux extrémités sont sensiblement égales et divisé par un sillon transversal en deux moitiés de même volume.

La moitié antérieure est imparfaitement divisée en deux à la face ventrale par le dépôt cuticulaire homologue de l'échancrure ventrale des Ceratium et semblable à celui des Peridinium. Ce dépôt constitue une ligne assez large qui se dirige obliquement d'arrière en avant, de droite à gauche, depuis les extrémités ventrales du sillon transversal jusqu'à quelque distance du sommet du corps. Dans les *Protocerat. aceros* et *tabulatum*, ce dépôt a une direction un peu différente ; il se prolonge en outre même en arrière du sillon transversal.

Ce sillon est très large, régulier et circulaire, tandis qu'il est disloqué à la face ventrale dans ces deux dernières espèces.

Sur le bord droit du dépôt cuticulaire et touchant l'extrémité ventrale droite de la ceinture vibratile, se trouve une ouverture buccale ovalaire et aussi réduite que celle des Peridinium.

Sur les parois latérales où elle atteint sa plus grande épaisseur, la cuticule forme un assez grand nombre de petits piquants, dont deux plus volumineux, sont au pôle postérieur. On retrouve, quoique plus réduits, ces piquants dans *Protocerat. aceros.*

Uniformément distribuées sur les deux faces, de volumineuses ponctuations décrivent des lignes concentriques peu régulières. Elles sont circulaires et espacées entre elles. Les polygones qui ornent le test de *Protocerat. aceros* et *tabulatum* font ici entièrement défaut.

Je n'ai pu observer le parenchyme, car le seul individu que j'ai recueilli était en voie de reproduction (9 août). Il contenait à la partie centrale un kyste sphérique, indivis et rempli de vésicules graisseuses.

Station : vallon des Auffes.

## VIII. — GENRE *ROULEA* NOV. GEN.

Ce genre, que je dédie à mon ami Louis Roule, est caractérisé par la position de l'ouverture buccale placée en arrière du sillon transversal, dans la région inférieure du corps. Le sillon transversal n'est presque plus en rapport avec la bouche dont il ne touche que l'extrémité antérieure. Les cornes enfin sont peu développées ou font complètement défaut.

La bouche, située à la partie antérieure dans les Peridinium, devenue médiane dans les Protoceratium, est dans les *Roulea* placée dans la région postérieure. Plus que dans les autres genres, la bouche des *Roulea* a conservé l'aspect de l'échancrure ventrale des Cératiens. C'est en effet une large ouverture qui s'étend depuis le sillon transversal jusqu'à la région postéro-terminale, où elle n'est toutefois pas librement ouverte. A ce point de vue, les *Roulea* établissent une transition entre les Protoceratium et les Gymnodinium, dans lesquels la bouche est réduite à un petit trou placé au pôle postérieur du corps.

### 1° Roulea spinifera Mihi.

(Pl. II, fig. 43.)

Le corps a la forme d'un losange divisé en deux parties inégales par le sillon transversal. Au pôle antérieur se trouvent une corne gauche et deux rayons ou piquants cuticulaires tenant lieu de corne droite. Le pôle postérieur est irrégulièrement arrondi.

L'échancrure buccale est une ouverture fusiforme dont la grosse extrémité touche le bord postérieur du corps. Son grand diamètre a une direction oblique par rapport à celle de l'axe du corps ; il est dévié à gauche.

La ceinture vibratile est une bande transversale, régulière à la partie dorsale. Ses extrémités ventrales se touchent et sont légèrement disloquées. L'extrémité gauche de cette ceinture est la seule en rapport avec la bouche.

La cuticule présente de petites ponctuations, très nombreuses sur la moitié postérieure où elles forment des lignes concentriques. Sur l'autre moitié et sur le sillon transversal elles sont plus volumineuses, écartées les unes des autres, sans ordre apparent. Le test montre en outre des lignes d'épaississement peu nombreuses.

Le protoplasme central est ramassé dans la région inférieure. Il est granuleux, foncé, et entoure un noyau circulaire également foncé, paraissant dépourvu de nucléole et dévié à gauche, vers la partie terminale du corps. Le reste est occupé par un protoplasme hyalin.

Station : vallon des Auffes. Rare.

2° Roulea obliqua Mihi.

(Pl. II, fig. 39 et 39 a.)

Le corps est un ovoïde dont l'une des extrémités pointue est tournée en avant. Il est divisé en deux moitiés inégales par un sillon cilié, très sensiblement oblique à l'axe du corps. La moitié postérieure, de beaucoup la plus volumineuse, est arrondie à sa base. L'autre moitié est entièrement dépourvue de cornes. Elle présente à gauche, au point où le sillon transversal se rabat à la face ventrale, un piquant assez long, rectiligne et dirigé en avant.

Le sillon transversal est une large bande, décrivant à la face dorsale un pli caractéristique et dont les extrémités ventrales se touchent en présentant une dislocation semblable à celle du *Roulea spinifera.*

La bouche, en rapport par son extrémité antérieure avec l'extrémité droite du sillon transversal, a la forme d'un fuseau. Son gros bout est plus éloigné que dans l'espèce précédente de la paroi postérieure du corps.

La cuticule est ornée de ponctuations peu nombreuses, répandues différemment sur les deux faces. Elle présente aussi des lignes d'épaississement qui sont toutes en rapport les unes avec les autres.

Le nucléus, muni d'un nucléole central et brillant, est dévié à droite. Le parenchyme, enfin, a la même disposition que dans le *Roulea spinifera.*

Station : vallon des Auffes, Carry, Ratoneau et Prado. Assez commun.

## IX. — GENRE *GYMNODINIUM*, STEIN.

Ce genre est très bien caractérisé par la position de la bouche qui, indépendante du sillon transversal, est reportée à la partie postérieure du corps.

La disposition en spirale du sillon transversal, caractère sur lequel Stein s'est basé pour la création de ce genre, n'est pas constante, puisque dans le *Gymnodinium*

*gracile* (Bergh, pl. XVI, fig. 68-69), ce sillon décrit une spire très incomplète et que dans le *Gymnodin. ovatum*, nov. spec., cette spire est plus imparfaite encore. On peut dire cependant que dans ce genre le sillon transversal, oblique dans certains Roulea, tend de plus en plus à décrire une spire parfaite, comme tel est le cas du *Gymnodin. spirale*, Bergh. Quant à la situation de l'ouverture buccale et à l'absence de cornes, rappelons qu'elles trouvent leur point de départ dans le genre Roulea.

### Gymnodinium ovatum Mihi.

(Pl. I, fig. 22.)

Le corps ovalaire est divisé en deux moitiés inégales par le sillon transversal; le volume de la moitié inférieure est moindre que celui de la moitié antérieure. Celle-ci a la forme d'un cône à sommet arrondi ; elle est légèrement déprimée sur un de ses côtés. Celle-là se termine en pointe, mais ni l'une ni l'autre ne se prolongent sous forme de cornes.

Le sillon transversal décrit une sorte de U couché, dont une branche, légèrement oblique par rapport à l'autre, a son extrémité tordue en dehors et en bas. Les cils garnissent seulement le bord postérieur de ce sillon.

Le dépôt cuticulaire, homologue de l'échancrure ventrale des Cératiens, est une longue bande, peu large, occupant toute la longueur de la moitié postérieure du corps, sans intéresser en rien la moitié antérieure. Ce dépôt est médian et présente, non loin de l'extrémité postérieure, une très petite ouverture indiquée surtout par la présence du flagellum long et hyalin qui en sort. Cet appendice est en parfaite continuité avec le parenchyme périphérique du contenu cellulaire.

Celui-ci comprend un protoplasme périphérique hyalin et un protoplasme central granuleux, ayant une légère teinte jaunâtre, avec gouttelettes d'huile plus ou moins abondantes. Il reproduit en petit l'aspect extérieur du corps. Le noyau enfin, sphérique, muni d'un nucléole central hyalin et homogène, entouré par le protoplasme granuleux, est placé à gauche du corps, au-dessus du sillon transversal.

Station : vallon des Auffes, Carry et Prado. Assez abondante.



# PHYLOGÉNIE DES PÉRIDINIENS.

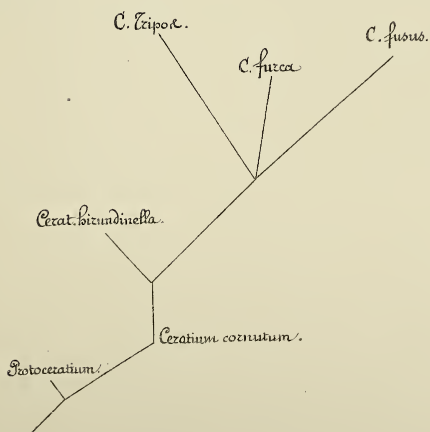
Claparède et Lachmann, qui considèrent les Infusoires cilio-flagellés comme formant un chaînon intermédiaire entre les Infusoires ciliés et les Infusoires flagellés, n'admettent dans cet ordre qu'une seule famille, celle des Péridiniens, caractérisée par la présence d'un flagellum et d'un sillon transversal en ceinture, garni de cils vibratiles. Ces éminents naturalistes font avec raison dériver du genre Ceratium les Peridinium, Dinophysis et Amphidinium, qui ne sont que des modifications du genre prototype ayant trait à la disparition des cornes et à la réduction plus ou moins exagérée de la région postérieure du corps. Si cette manière de voir est, à mon avis, exempte de toute critique, il n'en est pas de même de la prétendue parenté des Prorocentrum avec les Amphidinium et les Dinophysis. Si on admet, en effet, que la dent frontale des Prorocentrum est l'homologue du couvercle des Dinophysis, il faut en même temps supposer que l'animal, au lieu de continuer à se mouvoir la bouche en avant, a, en devenant Prorocentrum, changé complètement cette manière d'être, c'est-à-dire, qu'il progresse la bouche en arrière. Or, cette déduction n'est pas confirmée par l'observation. D'ailleurs l'interprétation suivante, basée sur des faits indiscutables, donne, je crois, la solution du problème.

La dent frontale du *Prorocentrum micans*, tel que Claparède l'a figurée doit être considérée comme homologue du rayon cuticulaire qui soutient l'unique corne du *Prorocentrum micans* (?) de Bergh (pl. XX, fig. 56). Dans cette espèce, en effet, la corne et son rayon sont placés à la partie antérieure du corps, à droite de la bouche; ils occupent donc la même position que la dent frontale du *Prorocentrum micans* de Claparède. Tous les autres caractères sont identiques. Or, cette corne ne diffère pas de la corne antérieure droite des Parrocelia ou des Peridinium, dans lesquels on constate, en outre, une corne gauche de même forme et soutenue également par un rayon cuticulaire. Ainsi donc la dent frontale ou la corne des Prorocentrum n'est autre que la corne antérieure droite des Parrocelia et des

Peridinium, et par extension, des Cératiens dont elle ne diffère que par son aplatissement.

Dans ces dernières années, Bergh a étudié en détail la phylogénie des Infusoires cilio-flagellés. Les deux arbres généalogiques suivants résument les idées de ce naturaliste sur la parenté des divers genres de cet ordre les uns avec les autres.

Ceratium.
Gymnodinium
Protoceratium.
Glenodinium.
Peridinium.
Diplopsalis.
Protoperidinium
Amphidinium
Dinophysis
Prorocentrum.
Prorocentrum.
Flagellates.



Dans une pareille classification, le prototype des Infusoires cilio-flagellés est le genre *Prorocentrum*, dérivé lui-même des Flagellates. Or, en suivant les diverses phases de la reproduction sexuelle des Infusoires flagellés, on voit qu'ils passent par un stade cilié, persistant chez les Infusoires ciliés, et auquel succède le stade définitif représenté par les Flagellates. Ceux-là sont donc une phase larvaire de ceux-ci et par suite il ne me semble pas que des Flagellés aient pu dériver les Prorocentrum munis de cils vibratiles.

D'autre part, comment expliquer que les Dinophysis soient une adaptation particulière du Prorocentrum? Nous avons vu que la dent frontale de ce prétendu prototype ne paraît pas correspondre au couvercle de ceux-là. D'ailleurs, si on les compare, on voit que dans les Dinophysis la bouche est antéro-latérale et que les cils sont situés à la région postérieure, tandis que dans les Prorocentrum, la bouche est antérieure et les cils sont implantés à la face antérieure, de chaque côté de l'ouverture buccale. Quel que soit le point de vue auquel on se place, rien ne permet donc de rapprocher les Dinophysis du Prorocentrum.

Si on recherche enfin à la suite de quelles modifications les Péridiniens munis de cornes se sont différenciés du prototype de la famille entière, et dans quel but ces prolongements ont pris naissance, on se trouve devant un problème insoluble.

Je ne poursuivrai pas davantage la critique de la classification proposée par Bergh. Elle se trouve d'ailleurs suffisamment développée dans l'arbre généalogique suivant que je dresse à mon tour pour rendre mes idées plus sensibles.

Je considère donc les Péridiniens comme la persistance de l'état larvaire cilié des Infusoires Flagellates.

Il est généralement admis que les Infusoires constituent un rameau dérivé des Protistes. Supposons un Protiste dans lequel le parenchyme muni d'un noyau soit nettement différencié en deux régions ayant chacune une position et une fonction propres; que l'une, ramassée au centre, ait pour rôle la digestion et que l'autre, placée en dehors de la précédente, soit constituée par un protoplasme diffluent émettant des pseudopodes. Si un pareil type sécrète une enveloppe, sauf sur une certaine surface, cette enveloppe arrêtera la forme du corps, protoplasme diffluent et pseudopodes. Ceux-ci ne peuvent plus dès lors servir à la locomotion, qui sera effectuée par des organes nouveaux (cils). La préhension des aliments, dévolue à toute la surface du protoplasme périphérique, se localise là où l'enveloppe ne s'est pas déposée. La sensibilité de l'animal, dont le siège était tout le protoplasme périphérique, a, à son tour, un organe dérivé de ce protoplasme, le flagellum. Un pareil organisme, qui n'est pas autre chose qu'un Péridinien, sera d'autant plus voisin de la forme-mère, que son enveloppe sera moins complète, que les pseudopodes (cornes) seront plus nombreux et que les cils occuperont une plus large surface. Mais, à mesure que cet organisme s'éloigne de plus en plus de son point de départ, l'enveloppe se complète, les pseudopodes se réduisent progressivement jusqu'à leur entière disparition et les cils, localisés sur une partie du corps de plus en plus petite, finissent également par tomber tous, sans exception.

Les faits confirment-ils l'hypothèse précédente?

Si on examine par exemple l'échancrure ventrale d'un Ceratium et la bouche d'un Protoceratium, on voit que dans ce dernier, aux lieu et place de l'échancrure ventrale, se trouve un dépôt cuticulaire plus mince que le reste de l'enveloppe générale de l'animal et qu'en un point, d'ailleurs très réduit, est une ouverture buccale. L'existence de ce dépôt a sa raison d'être si on le considère comme ayant eu pour but de combler en grande partie l'échancrure ventrale primitive des Ceratium. Si on n'accepte pas cette manière de voir, la présence de ce dépôt reste inexplicable, aussi bien que la migration de la bouche dans les Péridiniens autres que les Cératiens.

D'autre part, dans notre hypothèse, les cornes sont des pseudopodes arrêtés dans leurs contours et impropres à la locomotion. Ce sont des organes témoins qui seront d'autant plus réduits qu'ils appartiendront à des formes plus éloignées du prototype. De tous les Péridiniens, les Ceratium sont donc encore ici les moins évolués.

Enfin, en considérant les modifications que présentent le sillon transversal et les cils qui en garnissent l'une des parois, il est évident que, plus le sillon transversal

Je considère donc les Péridiniens comme la persistance de l'état larvaire cilié des Infusoires Flagellates.

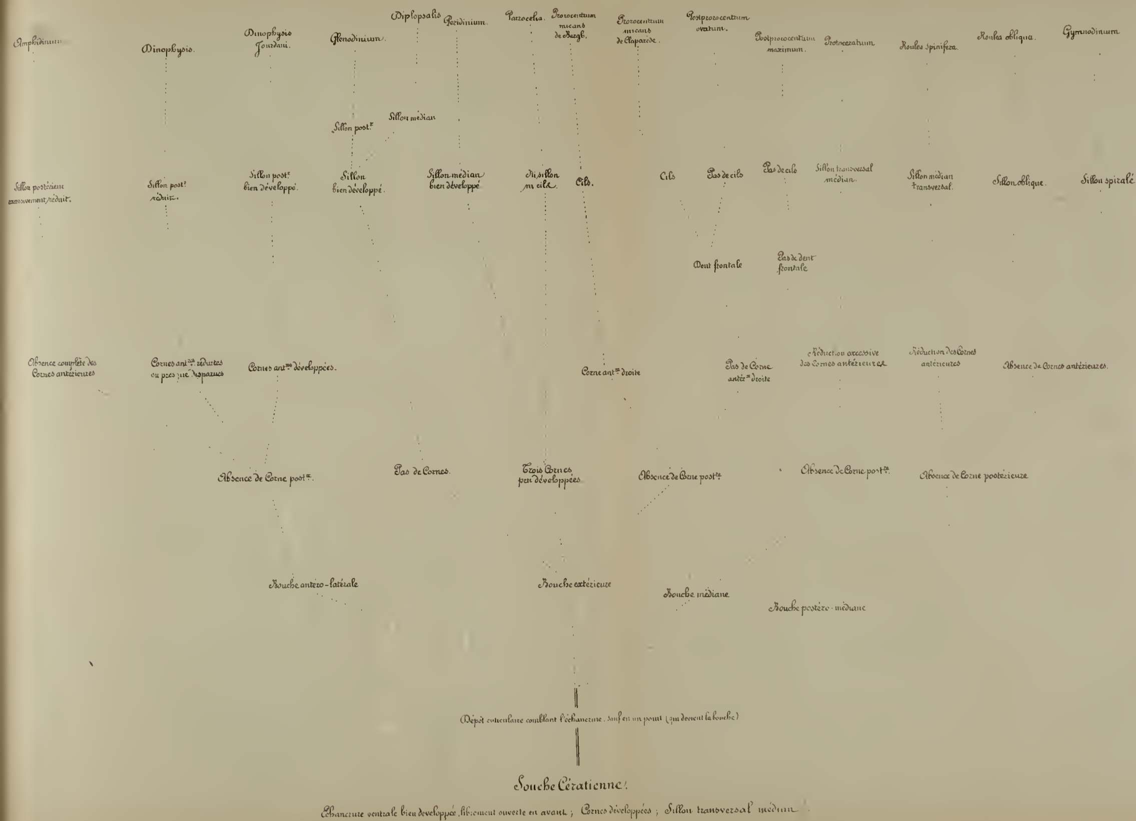
Il est généralement admis que les Infusoires constituent un rameau dérivé des Protistes. Supposons un Protiste dans lequel le parenchyme muni d'un noyau soit nettement différencié en deux régions ayant chacune une position et une fonction propres; que l'une, ramassée au centre, ait pour rôle la digestion et que l'autre, placée en dehors de la précédente, soit constituée par un protoplasme diffluent émettant des pseudopodes. Si un pareil type sécrète une enveloppe, sauf sur une certaine surface, cette enveloppe arrêtera la forme du corps, protoplasme diffluent et pseudopodes. Ceux-ci ne peuvent plus dès lors servir à la locomotion, qui sera effectuée par des organes nouveaux (cils). La préhension des aliments, dévolue à toute la surface du protoplasme périphérique, se localise là où l'enveloppe ne s'est pas déposée. La sensibilité de l'animal, dont le siège était tout le protoplasme périphérique, a, à son tour, un organe dérivé de ce protoplasme, le flagellum. Un pareil organisme, qui n'est pas autre chose qu'un Péridinien, sera d'autant plus voisin de la forme-mère, que son enveloppe sera moins complète, que les pseudopodes (cornes) seront plus nombreux et que les cils occuperont une plus large surface. Mais, à mesure que cet organisme s'éloigne de plus en plus de son point de départ, l'enveloppe se complète, les pseudopodes se réduisent progressivement jusqu'à leur entière disparition et les cils, localisés sur une partie du corps de plus en plus petite, finissent également par tomber tous, sans exception.

Les faits confirment-ils l'hypothèse précédente?

Si on examine par exemple l'échancrure ventrale d'un Ceratium et la bouche d'un Protoceratium, on voit que dans ce dernier, aux lieu et place de l'échancrure ventrale, se trouve un dépôt cuticulaire plus mince que le reste de l'enveloppe générale de l'animal et qu'en un point, d'ailleurs très réduit, est une ouverture buccale. L'existence de ce dépôt a sa raison d'être si on le considère comme ayant eu pour but de combler en grande partie l'échancrure ventrale primitive des Ceratium. Si on n'accepte pas cette manière de voir, la présence de ce dépôt reste inexplicable, aussi bien que la migration de la bouche dans les Péridiniens autres que les Cératiens.

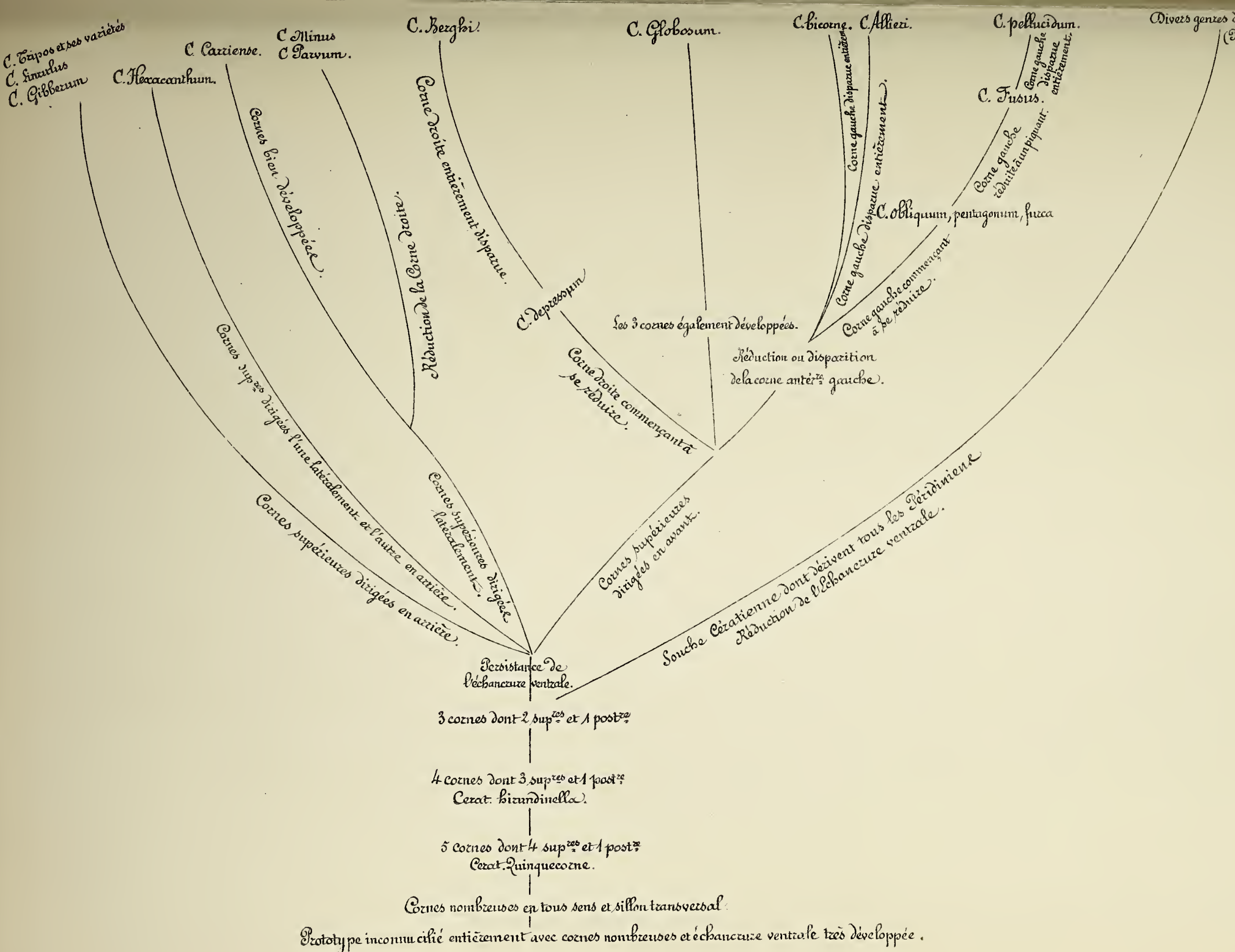
D'autre part, dans notre hypothèse, les cornes sont des pseudopodes arrêtés dans leurs contours et impropres à la locomotion. Ce sont des organes témoins qui seront d'autant plus réduits qu'ils appartiendront à des formes plus éloignées du prototype. De tous les Péridiniens, les Ceratium sont donc encore ici les moins évolués.

Enfin, en considérant les modifications que présentent le sillon transversal et les cils qui en garnissent l'une des parois, il est évident que, plus le sillon transversal



Amphidinium
Dinophysis.
Dinophysis Jourdani.
Glenodinium.
Diplopsalis
Peridinium.
Parrocelia.
Prorocentrum micans de Bergh.
Prorocentrum micans de Claparède.
Postprorocentrum ovatum.
Postprorocentrum maximum.
Protoceratium
Roules spinifera.
Roules obliqua.
Gymnodinium
Sillon post.r
Sillon médian
Sillon postérieur excessivement réduit.
Sillon post.r réduit.
Sillon post.r bien développé.
Sillon bien développé.
Sillon médian bien développé
Ni sillon ni cils.
Cils.
Cils
Pas de cils
Pas de cils
Sillon transversal médian.
Sillon médian transversal.
Sillon oblique.
Sillon spiralé
Dent frontale
Pas de dent frontale
Absence complète des Cornes antérieures
Cornes ant.res réduites ou presque disparues
Cornes ant.res développées.
Corne ant.re droite
Pas de Corne antér.re droite
Réduction excessive des Cornes antérieures
Réduction des Cornes antérieures
Absence de Cornes antérieures.
Absence de Corne post.re.
Pas de Cornes.
Trois Cornes peu développées
Absence de Corne post.re
Absence de Corne post.re.
Absence de Corne postérieure
Bouche antero-latérale
Bouche extérieure
Bouche médiane
Bouche postéro-médiane
Dépôt cuticulaire comblant l'échancrure, sauf en un point (qui devient la bouche)
Souche Cératienne.
Échancrure ventrale bien développée, librement ouverte en avant ; Cornes développées ; Sillon transversal médian.

Quant à la parenté des divers Ceratium, elle est indiquée dans le tableau suivant.



sera développé, moins l'organisme qui en est pourvu se sera différencié du prototype dont la surface entière est munie de cils vibratiles. Or, la conclusion à laquelle ce nouveau caractère nous conduit est précisément la même que celle qui se dégage de l'examen comparatif des cornes et de l'ouverture buccale dans la série péridinienne. De tous les Infusoires cilio-flagellés, les Ceratium sont, en effet, ceux où les cils atteignent leur plus grand développement.

Je ne crois pas utile de suivre pas à pas les diverses adaptations dont le prototype cératien a été susceptible. Qu'il me suffise d'indiquer rapidement les principales d'entre elles.

Des Ceratium munis de cinq et de quatre cornes est sorti un rameau pourvu de trois cornes, dont deux supérieures et la troisième postérieure. Ce rameau, dès son origine, a donné naissance à deux types qui ont suivi dans leurs différenciations une marche différente : l'un, inadaptif, est le type *Ceratium* proprement dit; l'autre, adaptif, constitue ce que j'appelle la *souche cératienne* dont ont dérivé la plupart des Péridiniens (*Peridinium*, *Dinophysis*, *Parrocelia*, *Prorocentrum*, *Diplopsalis*, etc.). Le premier, par son échancrure ventrale librement ouverte en avant et largement fendue, par ses cornes en général bien développées et par la localisation des cils vibratiles dans la région la plus volumineuse du corps, a conservé les caractères primitifs, qui sont plus ou moins cachés dans la souche cératienne. Dans celle-ci, en effet, l'échancrure ventrale n'est jamais ouverte librement à la partie antérieure, mais est toujours transformée en un *trou* toujours plus réduit que l'échancrure ventrale des Ceratium, par suite d'un dépôt cuticulaire dont la trace est en général très apparente. Probablement sortie des *Ceratium à cornes supérieures dirigées en avant*, elle a subi ensuite des modifications très nombreuses ayant trait à la position de la bouche, au plus ou moins de réduction des cornes, ainsi qu'à celle du sillon transversal.

Parmi ces modifications, certaines d'entre elles sont une conséquence de l'adaptation de certaines formes à la vie pélagique active ou passive. De ce nombre sont les *Parrocelia*, les *Prorocentrum* et les *Postprorocentrum*. Les caractères propres au régime pélagique, que ces trois genres nous montrent, consistent : 1° dans la disparition des organes locomoteurs; mais les cils, suivant le degré d'adaptation, ont ou non entièrement disparu; 2° dans l'aplatissement du corps et des cornes; 3° dans la réduction plus ou moins complète des organes inutiles (cornes).

Si on suit les modifications subies par le type Ceratium proprement dit, on ne constate pas des différenciations aussi importantes que celles que le rameau précédent nous a présentées, mais il nous montre cependant une infinité de modifications secondaires dont l'étude n'est pas sans intérêt, car elle nous prouve de quelles différenciations est susceptible même l'organisme dont la structure se réduit en somme à celle d'une simple cellule.

Avant de terminer, il me faut examiner les diverses opinions émises par les naturalistes sur la parenté des Péridiniens avec les Protistes et le Protozoaires.

Les Péridiniens se rapprochent-ils des *Euglènes*, conmme le pense Claus (*Traité de Zoologie*, p. 122)? Sont-ils plus voisins des Noctiluques (Stein et G. Pouchet)? Doit-on les écarter des Protozoaires pour les placer parmi ces êtres douteux, ambigus, réunis par Hœckel sous le nom de Flagellates?

Le rapprochement des Péridiniens et des Euglènes est uniquement basé sur certaines analogies dans le mode de reproduction asexuelle. Les données fournies tant par l'anatomie que par l'embryogénie ne semblent en rien permettre un tel rapprochement. La contractilité des Euglènes, dont le corps est très protéiforme, l'absence complète de cils et de noyau et la présence d'une vésicule contractile, distinguent suffisamment les Euglènes des Péridiniens, chez lesquels la forme du corps est arrêtée et auxquels des cils et un noyau ne manquent jamais, tandis que chez eux la vésicule contractile ne semblc avoir jamais été constatée. La présence d'un flagellum chez l'une et l'autre de ces familles ne saurait servir de base sérieuse pour les réunir. D'ailleurs cet appendice joue un rôle différent; il sert à la locomotion chez les Euglènes, à la préhension des aliments chez les Péridiniens. La parenté de ces deux familles semble plus probable, si on examine leur reproduction asexuelle; elles passent, en effet, l'une et l'autre par une phase d'Amibe. C'est là un point capital auquel il faut attribuer une grande importance. Il est, en effet, actuellement accepté par la plupart de zoologistes, que les Infusoires, prototype de l'état unicellulaire, arrivant au stade morula, c'est-à-dire, à une dignité zoologique bien supérieure à celle des Protistes, passent, dans leur reproduction asexuelle, par une phase amiboïde, caractéristique des Protistes; de sorte que les Infusoires et en particulier les Péridiniens offrent une parenté évidente avec n'importe quel groupe de Protistes, mais ne sont pas plus voisins des Euglènes que des Amibes. On ne peut donc, à l'exemple de Claus, les ranger dans cet embranchement des Protistes tel qu'il a été conçu par Max Schültze, pour le même motif qu'on ne pourrait placer les Tuniciers parmi les Cœlentérés, bien que les premiers passent par un stade gastrulaire représenté par les seconds.

La parenté des Noctiluques et des Péridiniens (Stein, Pouchet) semble au premier abord plus acceptable. La paroi cellulaire qui donne au corps des Noctiluques une forme bien déterminée, un contour nettement arrêté, le parenchyme du corps différencié en deux régions distinctes, la présence d'un noyau sont autant de points communs qu'elles présentent avec les Péridiniens. L'absence de vésicule contractile et l'existence d'un flagellum qui dérive de la substance même du corps, et dont les mouvements, aussi bien que le rôle et la position, sont identiques, confirment davantage l'idée d'une parenté entre ces deux familles. Cependant de nombreuses différences contre-balancent les points communs et nous verrons que,

la phase amiboïde exceptée, les phénomènes reproducteurs connus jusqu'ici sont diamétralement opposés.

D'une part, en effet, « le tentacule, sa pièce basilaire avec sa dent, comme la bouche des Noctiluques, sont autant d'organes spéciaux » (Robin, p. 612, *Rech. sur la reprod. gemmipare et fissipare des Noctiluques*, juin 1878) ; car, ajoute M. Ch. Robin, « le tentacule n'a la structure, la provenance, ni les modes de mouvement de l'un ni de l'autre de ces genres d'organe (cils et flagellum). Il dérive à la fois de la subtance du corps cellulaire et de la paroi de la cellule, et non exclusivement de celle-ci, comme les cils, et du premier comme les flagellum. » Ainsi donc le tentacule, sa pièce basilaire et la dent tricuspide, la bouche avec ses deux lèvres, sont particuliers aux Noctiluques. Il convient cependant de faire remarquer que le tentacule des Noctiluques est un pseudopode arrêté dans ses contours, comme les cornes des Péridiniens, dont il diffère surtout par le mouvement qui est refusé aux prolongements des Infusoires cilio-flagellés. Ce caractère ne serait en somme pas suffisant pour distinguer les Noctiluques des Péridiniens, s'il ne venait s'en ajouter d'autres.

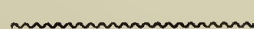
Et, en effet, abstraction faite des cornes, les cils des Péridiniens localisés dans un sillon transversal font complètement défaut aux Noctiluques. Le noyau même de celles-ci, dépourvu constamment de nucléole, diffère du noyau des Péridiniens dont le nucléole est toujours très apparent.

D'ailleurs la reproduction, soit gemmipare, soit fissipare, des Noctiluques n'a jamais été constatée chez les Péridiniens. « Jusqu'à présent, nulle observation n'autorise encore à croire qu'elles (les Noctiluques) passent à l'état de kyste de reproduction contenant des gemmes internes, etc... » (Ch. Robin, *loc. cit.*, p. 610). Or, précisément la seule reproduction connue chez les Péridiniens est une reproduction asexuelle, qui débute par un enkystement, et sur laquelle je n'ai plus à revenir.

De ce qui précède, il résulte évidemment que Noctiluques et Péridiniens sont des Protozoaires, formant deux familles distinctes, la première voisine des Infusoires flagellés Stein, la deuxième aberrante et montrant des caractères d'Infusoires flagellés et d'Infusoires ciliés.

*On pourrait peut-être considérer les Péridiniens comme une adaptation de certaines formes larvaires d'Infusoires flagellés, chez lesquelles les cils ne tomberaient pas.*

Il me resterait à examiner si les Péridiniens peuvent être rangés dans les Flagellates, tel que ce groupe a été conçu par le professeur d'Iéna. La classification des Protistes proposée par Hœckel étant en général abandonnée, je n'insisterai pas sur ce point.



# POST-SCRIPTUM.

Au moment où le présent travail était à l'impression, a paru le mémoire de M. le professeur G. Pouchet, intitulé *Contribution à l'étude des Cilio-Flagellés* (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 19$^e$ année, n° 4, 1883, septembre, p. 399-455). J'ai dit plus haut, dans une note ajoutée au texte, comment en corrigeant mes épreuves j'ai pu mettre mon étude d'accord avec celle de M. Pouchet pour tout ce qui concerne la partie purement systématique, renonçant aux noms spécifiques que j'avais choisis toutes les fois qu'ils s'appliquaient à des formes que je pouvais reconnaître parmi celles décrites par le professeur du Muséum. Il était important d'éviter des synonymies qui seraient venues encombrer la nomenclature. Deux observateurs peuvent différer d'opinions, même sur des questions de délimitation d'espèces ou de groupement de ces espèces. J'ai usé de ce droit, mais j'ai totalement respecté la loi de la priorité. J'espère que l'impossibilité de me livrer à des remaniements trop importants ne laissera subsister aucun doute à cet égard, tout en maintenant l'indépendance de mes observations.

D'ailleurs, le lecteur reconnaîtra que nous nous sommes placés, M. le professeur Pouchet et moi, à des points de vue complètement différents. On vient de lire que je suis amené à considérer les Péridiniens comme des Protozoaires, représentant l'individualisation et pour ainsi dire la persistance par suite d'une adaptation à la vie pélagique d'un stade transitoire chez les *Infusoires flagellés*.

Je persiste dans mon opinion. M. le professeur Pouchet maintient de son côté les rapprochements déjà indiqués dans sa note à l'Institut. Il admet des liens génésiques directs entre les Péridiniens et les Noctiluques, tout en réservant cependant la possibilité de rattacher les Cilio-flagellés à des plantes, à des Algues telles que les Diatomées, trop évoluées déjà à nos yeux, dans le sens végétal, pour être introduites dans la discussion.

Nous ne pouvons donc nous dispenser de passer rapidement en revue les traits principaux du mémoire de M. Pouchet et principalement ceux sur lesquels nos opinions ne concordent pas. Nous le faisons avec un sentiment de parfaite condescendance, certain que le professeur du Muséum sera le premier à accueillir avec bienveillance les critiques que nous croyons devoir faire.

Les analogies qui, d'après l'éminent professeur, semblent rapprocher les Peridinium des Noctiluques, sont les suivantes : « mêmes caractères physico-chimiques de la substance vivante; même présence d'une lacune aqueuse et de gouttelettes passant du rouge-carmin à la nuance chamois; même asymétrie par torsion, même proéminence d'une lèvre, même existence d'un flagellum, mêmes propriétés phosphorescentes ». L'analogie serait plus frappante encore si l'on comparait les Cilio-flagellés non plus aux Noctiluques communes, mais à ces formes curieuses découvertes par Busch et appartenant à ce dernier groupe.

Voyons quelle importance il convient d'attribuer à chacune de ces particularités.

1° Coloration. — « C'est précisément en retrouvant le même pigment en gouttes de même volume dans des êtres appartenant à des groupes regardés comme distincts (Noctiluques et Péridiniens), que nous fûmes conduit à soupçonner entre eux une filiation jusqu'alors inconnue » (*Loc. cit.*, p. 408). Cet argument ne nous paraît pas concluant.

2° Phosphorescence. — La phosphorescence des Cilio-flagellés n'a jamais été constatée *directement*, pensons-nous, par aucun des observateurs qui ont étudié les Péridiniens. D'ailleurs, si réellement ces Infusoires avaient la propriété de luire dans l'obscurité, ce caractère pourrait-il être invoqué pour rapprocher les Péridiniens des Noctiluques?

3° Parenchyme. — L'identité des caractères physico-chimiques du parenchyme de Noctiluques et du protoplasme des Péridiniens établit entre ces deux groupes une relation incontestable, quoique moins étroite peut-être que ne le pense le savant professeur du Muséum. En effet, si le contenu cellulaire de ces êtres leur était particulier, si le parenchyme des autres Protozoaires (Ciliés et Flagellés), d'ailleurs semblable à celui des Protistes les plus différenciés, présentait des propriétés différentes, Noctiluques et Péridiniens offriraient dans ce cas une analogie qu'on ne pourrait méconnaître. Mais il n'en est rien et le contenu sarcodique des Infusoires montre dans les divers groupes de cette classe une uniformité de caractères qui n'est troublée que par l'existence dans plusieurs d'entre eux de modifications absolument secondaires, c'est-à-dire négligeables dans une certaine mesure.

4° Asymétrie par torsion. — Faut-il voir avec M. Pouchet dans l'asymétrie par torsion des Péridiniens une analogie avec les Noctiluques? D'abord, il est certain que nombre de Cilio-flagellés ne présentent ni torsion ni asymétrie; tel est le cas par exemple du *Ceratium lumulus*. Mais si l'on ne considère que les Péridi-

niens asymétriques, je ne crois pas qu'on puisse se baser sur ce caractère pour les rapprocher des Noctiluques, car la plupart des Protozoaires sont loin d'être réguliers et ils tiennent leur asymétrie des Protistes eux-mêmes dont ils ne sont qu'une différenciation.

5° Lèvre et Flagellum. — M. le professeur Pouchet voit avec raison dans la dent placée à la base de la corne droite de *Peridinium divergens* Ehrbrg., l'analogue de la lèvre des Noctiluques. D'autre part, le flagellum de celles-ci ne se distingue pas du flagellum des Péridiniens, mais cet appendice se retrouve avec des caractères bien peu différents chez tous les Infusoires flagellés.

6° Sillon transversal. — La présence chez les uns d'un sillon transversal cilié et son absence chez les autres, constituent à nos yeux une différence capitale, qui, cependant, si les observations de M. Pouchet venaient à être confirmées, ne pourrait suffire à écarter les Péridiniens des Noctiluques. Je cite textuellement le passage qui a trait à cette question importante : « L'analogie devient encore plus évidente si on considère les Noctiluques, non pas gonflées comme de petits ballons, ainsi qu'elles se présentent communément, mais avec la forme particulière qui avait si fort embarrassé Busch. Ces Noctiluques qu'on observe surtout aussi lors des *montées*, ont un aspect qui se rapproche sensiblement, dans certains cas, de la figure d'un Peridinium, avec leur corps gibbeux sur lequel font saillie trois prolongements, dont deux plus rapprochés (fig. H). Enfin il n'est pas rare de voir se dessiner sur le corps gibbeux de ces Noctiluques une sorte de cimier transversal rappelant la disposition du sillon équatorial des Peridinium dont il semble en quelque sorte l'empreinte. Nous avons pu voir récemment sous nos yeux *une Noctiluque abandonnant sa cuticule et se rétractant de façon à prendre ou à reprendre (?) l'apparence dont nous parlons ici.* Bien qu'il nous paraisse probable que les Noctiluques passent par la forme péridinienne, bien que tout semble indiquer qu'il en est ainsi, *nous ne pouvons actuellement en fournir une preuve suffisante pour écarter toute incertitude* » (p. 437-438). Autant que je puis en juger par le passage de M. Pouchet, la preuve serait *plus que suffisante* pour lever tous les doutes. Mais nous ne pouvons pas être plus affirmatif que M. Pouchet lui-même et il nous est permis de demeurer, nous aussi, dans l'incertitude en ce qui concerne la transformation de la Noctiluque en Péridinien. Nous ajouterons même, à propos des formes curieuses découvertes par Busch, qu'il nous semble très probable que ce sont là de jeunes larves de Cilio-flagellés, sur lesquelles le sillon transversal commence à se former.

Les observations très intéressantes et très importantes de M. Pouchet sur les chaînes des Cilio-flagellés peuvent se résumer ainsi :

« Certaines espèces (*Ceratium*) peuvent se présenter en chaînes nombreuses se désagrégeant pour laisser en liberté les individus arrivés à leur plein développement. *L'origine de ces chaînes demeure complètement inconnue.* Il semble très peu probable qu'elles se forment par épigénèse. *Elles paraissent résulter plutôt du développement simultané d'un certain nombre de cellules originairement conjuguées.*

« D'autres Cilio-flagellés (*Dinophysis*) se présentent par groupes de deux individus géminés et appelés à se séparer ensuite.

« D'autres Cilio-flagellés (*Amphidinium*) se partagent et se multiplient à la manière des Diatomées. »

M. Pouchet pourrait s'être mépris sur le mode de formation des chaînes des Péridiniens. Il a vu des Péridiniens accolés de différentes manières selon les genres; mais peut-il affirmer que ces chaînes résultent du développement simultané d'un certain nombre de cellules originairement conjuguées, ou d'une simple division cellulaire comme dans les Diatomées? Enfin, on ne peut pas dire que les « *Ceratium* des diverses espèces ou variétés s'offrent toujours avec des dimensions constantes », observation sur laquelle M. Pouchet s'appuie pour croire que les Péridiniens d'une même espèce réunis en chaînes s'isolent alors seulement qu'ils ont atteint leur entier développement. Ce sont là d'ailleurs des questions de morphologie ou d'évolution qui ne pourraient à elles seules nous fixer sur la nature réelle des Péridiniens et sur la place qu'on doit leur assigner dans la classification, et M. Pouchet lui-même, en terminant son étude des Cilio-flagellés, nous laisse à ce propos dans l'indécision : « Les Cilio-flagellés paraissent se relier immédiatement aux Noctiluques, et celles-ci dérivent peut-être directement de *Peridinium divergens.* Tout indique la plus étroite parenté entre ces êtres, et si l'enchaînement évolutif que nous signalons ici venait à être directement démontré; si, d'autre part, les chaînes péridiniennes, provenaient comme on a toute raison de le penser, de chaînes cellulaires ayant avec les Algues une étroite parenté, de même que les *Amphidinium* semblent en présenter une avec les Diatomées, ces particularités jointes à la complication organique du genre *Polykrikos* muni d'un tégument et de nématocystes, contribueraient à rendre plus indistincte encore la limite d'ailleurs toute artificielle tracée entre les êtres vivants, désignés sous la double dénomination de végétaux et d'animaux. »

Les mœurs et la plupart des détails de l'organisation des Cilio-flagellés ont été très bien décrits par l'éminent professeur du Muséum ; mais la description des formes nouvelles n'a pas été l'objet principal de son travail. Bien que l'autorité qu'a su acquérir par ses belles recherches M. le professeur Pouchet me rende très circonspect dans l'analyse critique de sa *Contribution à l'étude des Cilio-flagellés*, je crois devoir cependant attirer l'attention des spécialistes sur certains

points de l'organisation des Péridiniens qui ne me semblent pas avoir été jusqu'ici parfaitement aperçus. D'après M. Pouchet, la corne postérieure des *Ceratium* et des *Protoperidinium* est toujours ouverte; le flagellum, notamment dans *Ceratium tripos* var. *dispar* Pouchet (*Ceratium gibberum* var. *sinistrum* Mihi), s'insère au fond d'une sorte de gouttière parallèle à l'axe du corps, à l'extrémité droite du sillon transversal, et contribue assez souvent à la progression de l'animal; les cils locomoteurs s'attachent chez tous les Cilio-flagellés au fond du sillon entre les deux collerettes; enfin les Péridiniens n'absorbent jamais d'aliments solides, mais toujours des substances dissoutes, malgré les observations de Bergh, *confirmées d'ailleurs par M. Pouchet*, observations d'après lesquelles « il est très certain que les *Gymnodinium* paraissent souvent présenter à leur intérieur des matières étrangères contenues dans des cavités sphériques comme chez les Infusoires ». M. Pouchet ajoute : « Il est à noter toutefois que l'introduction de matières solides étrangères pourrait facilement devenir accidentelle chez des êtres dont la substance vivante ne présente extérieurement aucune défense, et surtout s'ils sont doués de mouvement de totalité ». Je renvoie pour les divers détails qui précèdent à mon étude sur les Péridiniens, où j'ai passé en revue chacun de ces faits.

Rappelons enfin que M. Pouchet, qui suit fidèlement la classification proposée par Bergh, admet le genre *Polykrikos*. Quant à moi, je persiste à croire que ce genre n'est qu'une chaîne de *Gymnodinium*. Toutefois, si la présence de *Nématocystes* venait à être confirmée, je ne sais si ce genre devrait être laissé parmi les Infusoires, ou bien s'il ne constituerait pas plutôt un état larvaire ou regressif d'un être gastrulaire, c'est-à-dire pluricellulaire.

Je ne terminerai pas sans rappeler que le manuscrit que j'avais communiqué en juin 1883 à M. Pouchet, a été en grande partie refondu. Les lenteurs résultant des difficultés que les jeunes naturalistes rencontrent quelquefois pour l'impression de leurs travaux, m'ont permis de compléter la faune péridinienne du golfe de Marseille (1). Ces difficultés ont été pour le présent mémoire aplanies grâce à l'extrême obligeance de M. le professeur Marion, à qui je suis heureux de témoigner ici toute ma reconnaissance pour les bons soins qu'il n'a jamais cessé de me prodiguer.

---

(1) J'ai en effet ajouté à la planche I les trois autres planches de mon mémoire actuel.

# INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

OTTO F. MULLER. — Historia Vermium terrestrium et fluviatilium. Vol. I. Hauniæ, 1773, pp. 63-64, pp. 98-99.

— Zoologiæ Danicæ prodromus. Hauniæ, 1777, p. 206.

— Animalcula Infusoria fluviatilia et marina. Opus posthumum, cura. O. Fabricii Hauniæ 1786, pp. 117, 136, 256, 257. Pl. XVII, fig. 9-12. Tab. XIX, fig. 22. Tab. XXXV, fig. 5-6, A-B.

F. von PAULA SCHRANCK. Mikroskopische Wahrnehmungen. Der Naturforscher, XXVII, 1793, pp. 26-38 (pp. 34-36).

— Briefe naturhistorischen, physikalischen und ökonomischen Inhaltes an Herrn B. S. Nau. Erlangen 1802. 16. Brief, pp. 374-376. Tab. II, fig. 4.

— Fauna Boica, III, 2, 1803, pp. 76-77.

C.-L. NITSCH. Beitrag zur Infusorienkunde oder Naturbeschreibung der Zerkarien und Bazillarien. Neue Schriften der naturforsch. Gesellsch. zu Halle. Bd. III, H. 1, 1817, p. 4.

BORY de SAINT-VINCENT. Encyclop. méthodique. Hist. natur. Zoophytes, 1824, pp. 454-455 et 753-754.

G.-A. MICHAELIS. Uber das Leuchten der Ostsee nach eigenen Beobacht. Mit 2 Taf. Hamburg, 1830.

C.-G. EHRENBERG. Beitr. Zur Kenntn. der Infusorien und ihrer geograph. Verbr., besonders in Sibirien. Abhandl. der Berl. Akad. a. d. J. 1830, p. 38

— Uber die Entwickl. und Lebensdauer der Infusionsthiere, etc. Ibid. a. d. J. 1831, pp. 74-75.

— Dritter Beitrag. Zur Erkenntn. grosser Organisat. in der Richtung des Kleinst. Raumes. Ibid. 1833, pp. 270-272.

— Das Leutchen des Meeres. Ibid. a. d. J. 1834, p. 411 et 476.

— Zusätze zur Erkenntn. grober organ. Ausbildung in den kleinstein thierischen Organismen. Ibid. a. d. J. 1835, p. 174.

— Mittheilungen über die in den Feuersteinen bei delitzsch vorkommenden mikroskopischen Algen und Bryozoen als Begleiter der foss. Infusorien. Berichte der Berl. Akad. 1836, pp. 114-115.

— Die neuesten Fortschritte in der Erkenntn. der Infus. als Felsmassen. Amtl. Bericht über die Versamml. deutscher Naturf. u. Arzte in Jena 1836, pp. 69-77.

— Uber das Massenvarhältniss der jetzt lebenden kieselinfusorien und über ein neues Infusorien-Conglomerat als Polirschiefer von Jastraba in Ungarn. Abhandl. der Berl. Akad. a. d. J. 1836, pp. 109-136.

— Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Berlin 1838.

C.-G. EHRENBERG. Uber noch jetzt zahlreich lebende Thierarten der kreidebildung, Abhandl. der Berl. Akad. a. d. J. 1830, pp. 81-174.

— Beobachtungen von 274 Infusorien-Arten. Monatsber. der Berl. Akad. 1840, pp. 197-219.

WERNECK. Untersuchungen über mikroskopische Organismen in der Umgegend von Salzburg (mitgetheilt von Ehrenberg). Ibid. 1841, pp. 102, bis 110, 373-377.

DUJARDIN. Histoire nat. des Zoophytes. Infusoires. Paris 1841.

JOH. MULLER. Uber den Bau des Pentacrinus caput-medusæ. Abh. der Berl. Akad. a. d. J. 1841, p. 233. Tab. VI, fig. 7.

PERTY. Zur Kenntn. Kleinster Lebensformen, nach Bau, Funktionen, Systematik, mit Specialverzeichniss der in der Schweiz beobachteten. Bern. 1852.

C.-G. EHRENBERG. Uber neuere Anschauungen des Kleinsten nördlichen Polarlebens. Monatsber. der Berl. Akad. 1853, pp. 522-533.

— Nova genera et novæ species maris profundi. Ibid. a. d. J. 1854, pp, 236-250.

— Mikrogeologie. Das Erden und Felsen schaffende wirken des unsichtbar kleinen selbständigen Lebens auf der Erde. Leipzig 1854.

L.-R. SCHMARDA. Zur naturgeschichte Agyptens. Denkschr. der Wiener Akad. Bd. VII, 1854, 28 pag. mit 7 Taf.

G.-J. ALLMAN. Observations on Aphanizomenon Flos-aquæ and a species of Peridinea, Quart., Journ. of microsc. Science, vol. III, 1855, pl. III, fig. 9 et suiv. p. 21 et suiv.

I.-W. BAILEY. Note on new species and localities of microscopical Organisms. Smithsonian contrib. to Knowledge, vol VII, 1855, 16 pag. with 1 pl.

H.-J. CARTER. Note und the Red colouring matter of the Sea round the shores of the Island of Bombay, Annals of nat. hist. vol. I, 3. ser., 1858, pp. 258-262.

C.-G. EHRENBERG. Uber das Leuchten und über neue mikroskopische Leuchtthiere des Mittelmeeres. Monatsber. der Berl. Akad. 1859, pp. 727-738, pp. 791-793.

ED. CLAPAREDE et J. Lachmann. Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Mém. de l'Inst. genevois, tome V-VII, 1858 et 1861. Publiées à part : Et. sur les Inf. et les Rhiz., 1er vol. 1858-1859, pp. 392-412, pl. 19 et 20 ; 2e vol. 1860-1861, des divers états des Péridiniens et de leurs kystes, pp. 69-73, pl. 13.

RUD. LEUCKART. Bericht über die Leistungen in der Naturgesch. der niederen Thiere während d. J. 1859. Archiv. f. Naturgesch. 1861. Bd. II, p. 253.

ANDREW PRITCHARD. A history of Infusoria, including the Desmidiaceæ and Diatomaceæ, 4e édition with 40 pl., London 1861.

J.-FR. WEISSE. Verzeichnis aller von mir in einem 30 jährigen Zeitraume zu St. Petersburg beobachteten Infusorien, Bacillarien und Räderthiere. Bull. de la Soc. Imp. des natur. de Moscou, 1863, pp. 236-246.

H.-J. CLARK. Proofs of the animal nature of the Cilio-flagellate Infusoria, based upon Investigations of the structure and physiology of one of the Peridinia (Peridinium cypripedium, nov. spec.). Annals of the nat. histor. 3e ser., vol. XVI, 1865, pl. XII, pp. 270-279.

H.-J. CARTER. Remarks on Prof. H.-J. Clark's Peridinium cypripedium, Ann. of nat. hist. 3 ser. vol. XVI, 1865, pp. 399-402.

H.-J. CLARK. On the affinities of Peridinium cypripedium Jas-Clk., and Urocentrum Turbo Ehr. Ann. of nat. hist. 3, ser. vol. XVIII, 1866, pp. 2-6.

OULIANIN. Sitzungsprotokolle der kais. Gessellsch. der Freunde der Naturwiss. in Moskau, 1868, pp. 57-63 (Voir également Leuckart's Jahresbericht).

R. von WILLEMOES-SUHM. Biologische Beobachtungen über niedere meeresthiere. Zur Entwicklung eines Peridinium. Zeitschr. f. wiss, Zoologie. Bd. XXI, 1871, pp. 380-382. Taf. XXXI, fig. 1-3.

H.-J. CARTER. Note on a freshwater species of Ceratium from the lake of Nynee (Naini) Tal in Kumaon. Ann. of nat. hist. 4, ser., vol. VII, 1871, pp. 229-230.

O. BUTSCHLI. Einiges über infusorien. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. IX, 1873, pp. 657-678. Taf. XXV-XXVI.

E. de FROMENTEL. Études sur les Microzoaires ou Infusoires proprement dits, avec 30 pl. Paris, 1874.

EUG. WARMING. Om nogle ved Danmarks kyster levende Bacterier. Vidensk. Medd. Fra naturhist. Foren i kjöbenhavn for Aaret 1875, p. 414.

FR. von STEIN. Der organismus der Infusionsthiere, III. Der organismus der Flagellaten oder Greibelinfusorien. Erste Hälfte. Leipzig 1878.

R.-S. BERGH. Der organismus der Cilio-flagellaten. Eine phylogenestiche Studie. Mit Tafel XII-XVI. Morphologisches Jahrbuch. E. Zeitsch. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte Herausg. von C. Gegenbaur. Seibenter bd. 1881, pp. 177-288.

G. POUCHET. Sur l'évolution des Péridiniens et les particularités d'organisation qui les rapprochent des Noctiluques. Comptes-rendus, 1882, 2e semestre, t. XCV, n° 18 (30 octobre 1882) pp. 794-796.

— Contribution à l'étude des Cilio-Flagellés (pl. XVIII à XXI) pp. 399-455, Journal de l'Anat. et de la Physiol. 19e année, n° 4, Juillet-Août, 1883.

von dr. OTHMAR EMIL IMHOF. Studien zur Kenntnis der pelagischen Fauna der Schweizerseen, Zoologischer Anzeiger herausg. von Prof. V. Carus, p. 468, No. 147. 3 Sept. 1883.

# EXPLICATION DES PLANCHES.

Le grossissement a été le plus souvent obtenu avec l'objectif 5 de Nachet, quelquefois avec l'objectif 2.

L'oculaire dont je me suis servi est toujours le numéro 2.

Les figures 18 et 50 ont été dessinées à la chambre claire, avec le 7 à immersion.

## PLANCHE I.

Fig. 1. *Ceratium tripos* var. *gracile* Mihi ($^2/_2$), face dorsale.
*c*, corne postérieure.
*cd*, corne antérieure droite.
*cg*, corne antérieure gauche.
*st*, sillon transversal muni de cils vibratiles.
*n*, nucléus et nucléole.
*ph*, protoplasme périphérique hyalin.
*pc*, protoplasme central.

Fig. 2. *Ceratium tripos* var. *massiliense* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
Mêmes lettres que précédemment.
*et*, corps étranger (Algue ?).
*gh*, gouttelettes graisseuses.

Fig. 2 a. Le même, vu par la face ventrale ($^2/_5$).
*sd*, bord dorsal du sillon transversal vu par transparence.
*sv*, bord ventral de ce sillon, à droite de l'échancrure ventrale.
*se*, le même, à gauche de cette échancrure.
*nu*, nucléus avec son nucléole, placé non loin de la corne postérieure *c*.
*ev*, échancrure ventrale.
*ph*, protoplasme hyalin.
*pc*. protoplasme central.

Fig. 3. *Ceratium tripos* var. *inæquale* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*c*, corne postérieure recourbée en avant et à gauche (la figure est renversée).
*st*, sillon transversal.
*re*, réticulations.
*pc*, piquants situés à l'union de la corne postérieure avec le côté droit du corps.

Fig. 4. *Ceratium globosum* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*c*, corne postérieure réduite.
*st*, sillon transversal avec cils sur le bord postérieur.

*pp*, protoplasme périphérique hyalin.

*pc*, protoplasme central granuleux.

*fl.* flagellum en grande partie contracté.

*nu*, nucléus sphérique, légèrement déjeté à gauche.

Fig. 5. *Ceratium depressum* Mihi $(^2/_2)$, face ventrale.

*ev*, échancrure ventrale, de chaque côté de laquelle se trouve la terminaison du sillon transversal *(st)*, garni de longs cils.

*pc*, protoplasme granuleux, dans lequel le nucléus n'est pas apparent.

*cd*, corne antérieure droite.

Fig. 6. *Ceratium obliquum* Mihi $(^2/_2)$, vu par la face dorsale.

*st*, sillon transversal arqué et oblique par rapport au grand axe du corps, divisant le corps en deux parties inégales.

*nu*, nucléus placé à droite, au-dessus du sillon transversal.

*fl*, flagellum.

Fig. 7. *Ceratium limulus* Mihi $(^2/_5)$, vu par la face dorsale.

*pg*, protoplasme granuleux central.

*nu*, nucléus déjeté à droite, au-dessous du sillon transversal.

*re*, grosses réticulations formées par la cuticule.

Fig. 8. *Ceratium procerum* Mihi $(^2/_5)$, vu par la face dorsale.

*c*, corne postérieure déviée à droite et peu développée.

*n*, nucléus ovalaire, placé au milieu du corps, sous le sillon transversal.

Fig. 9. *Ceratium procerum* var. *divergens* Mihi $(^2/_5)$, vu de côté.

*c*, corne postérieure.

*ky*, kyste placé au milieu du corps ; le sillon transversal très large est muni de très longs cils (rapprocher cette figure des figures 17 et 32).

Fig. 10. *Ceratium parvum* Mihi $(^2/_2)$, vu par la face dorsale.

*st*, sillon transversal à concavité antérieure et divisant le corps en deux régions très inégales.

*fl*, flagellum.

*pc*, protoplasme granuleux central, se prolongeant dans les cornes antérieures.

Fig. 11. *Ceratium minus* Mihi $(^2/_2)$, vu par la face ventrale.

*c*, corne postérieure très rudimentaire.

*cg*, corne gauche représentée par une courte saillie conique.

*fl*, flagellum.

*ev*, échancrure ventrale de chaque côté de laquelle on aperçoit la terminaison du sillon transversal. On voit nettement la différenee de niveau des extrémités ventrales de ce sillon.

Fig. 12. *Ceratium obtusum* Mihi $(^2/_2)$, vu par la face dorsale.

*st*, sillon transversal à concavité antérieure et plus large à droite qu'à gauche.

*n*, nucléus placé au niveau de ce sillon et dont le nucléole est invisible.

*c*, corne postérieure très rudimentaire.

Fig. 13. *Ceratium furca* var. *mediterraneum* Mihi $(^2/_5)$, vu par la face ventrale.

*n*, nucléus ovoïde déprimé, déjeté à droite et muni d'un très petit nucléole.

*g*, gouttelette graisseuse isolée.

*cg*, corne gauche très réduite.

*pg*, protoplasme granuleux.

Fig. 14. *Ceratium furca* Ehrbrg. $(^2/_5)$, vu par la face dorsale.

*c*, corne postérieure, ne se distinguant pas très nettement du corps.

*n*, noyau ovalaire, en navette, dépourvu de nucléole.

*st*, sillon transversal dont les cils garnissent le bord supérieur.

*pp*, protoplasme hyalin périphérique.

Fig. 15. *Ceratium gravidum* Mihi ($^2/_5$), vu par la face dorsale.

*st*, sillon transversal très étroit, divisant le corps en deux régions très inégales. La région postérieure globuleuse *(g)* est entièrement dépourvue de corne. La région antérieure porte en avant deux cornes courtes.

*fl*, flagellum très long.

*n*, nucléus ovalaire avec son nucléole.

*gh*, gouttes d'huile.

*ph*, protoplasme hyalin interposé dans la masse sarcodique granuleuse.

*pa*, protoplasme hyalin occupant la partie postérieure de la région globuleuse.

Fig. 16. *Ceratium bicorne* Mihi ($^2/_5$), vu par la face dorsale.

*c*, corne postérieure peu distincte du corps.

*ca*, corne antérieure déviée à droite et très peu différenciée des parois du corps.

*st*, sillon transversal très large, muni de cils sur son bord postérieur.

*pp*, protoplasme périphérique hyalin.

*ze*, zone externe granuleuse et très foncée de la masse centrale (parenchyme central).

*za*, zone intermédiaire plus claire et homogène (parenchyme périphérique).

*zi*, zone interne granuleuse et très foncée (nucléus).

Fig. 17. *Peridinium divergens* var. α Mihi ($^2/_2$), face dorsale.

*st*, sillon transversal garni de cils.

*fl*, flagellum.

*ky*, kyste légèrement déprimé en avant, limité extérieurement par une fine membrane *(m)* et constitué par une matière granuleuse *(mg)* dans laquelle sont des gouttelettes graisseuses.

Fig. 18. Kyste nu de *Peridinium*, dont l'enveloppe externe *(e)* est encore appliquée sur le contenu *(d)*. Celui-ci est formé de vésicules vitellines foncées, surtout abondantes dans la région opposée à l'échancrure cordiforme *(ec)*, dans laquelle on aperçoit un commencement de tripartition ($^2/_7$).

Fig. 19. *Ceratium Berghi* Mihi ($^2/_2$), vu par la face dorsale.

*cd*, corne droite réduite à un petit piquant.

*c*, corne postérieure peu distincte du corps.

*n*, nucléus très volumineux, placé au niveau du sillon transversal.

Fig. 20. *Ceratium pellucidum* Mihi ($^2/_5$), vu par la face dorsale.

*c*, corne postérieure.

*ca*, corne antérieure.

*fl*, flagellum assez développé.

*pc*, protoplasme granuleux central, dans lequel le nucléus n'est pas visible, et formant trois masses isolées.

Fig. 21. *Dinophysis inæqualis* Mihi ($^2/_5$), vu par la face dorsale.

*c*, région antérieure du corps, beaucoup plus développée que la région postérieure (couvercle) *p*.

*a*, anse hyaline et très mince.

*st*, sillon transversal séparant le corps en deux régions très inégales et dont le bord postérieur est garni de longs cils.

*ca*, prolongement de la région antérieure.

*fl*, flagellum.

*n*, noyau à contenu paraissant granuleux.

*pp*, protoplasme hyalin dans lequel sont épars des granules protoplasmiques jaunâtres.

Fig. 22. *Gymnodininm ovatum* Mihi (2/2), vu latéralement.
*fl*, flagellum naissant au point où se trouve l'ouverture buccale.
*st*, sillon transversal en forme de U.

Fig. 23. *Postprorocentrum ovale* Mihi (2/5), vu par la face dorsale.
*a*, face antérieure portant la dent frontale (*d*).
*o*, ouverture buccale, d'où sort quelquefois un flagellum.
*pp*, protoplasme périphérique hyalin.
*pc*, protoplasme central granuleux très foncé, ne laissant pas apercevoir le nucléus.
*t*, test dépourvu de stries.

Fig. 24. Kyste nu dont l'enveloppe (*e*) commence à s'éloigner du contenu, dans lequel sont de nombreuses gouttelettes graisseuses. Le kyste, indivis, commence à s'arquer sur une de ses faces (*a*).

Fig. 25. Larve encore peu avancée, munie de deux petites cornes rudimentaires antérieures (*c*). La corne postérieure n'est représentée que par la pointe du corps lui-même. A l'intérieur sont des vésicules vitellines nombreuses.

Fig. 26. Larve plus avancée ; il y a, en plus que dans la larve précédente, le sillon transversal muni de cils vibratiles sur son bord postérieur. L'extrémité du corps est légèrement déprimée à gauche (2/5).

Fig. 27. Jeune larve, entièrement dépourvue de cornes et divisée en deux parties très inégales par le sillon transversal cilié (2/5).

Fig. 28. Larve dépourvue de cornes, montrant un sillon transversal cilié, qui présente un pli caractéristique (*p*). La cuticule offre des réticulations (*r*) et des épaississements isolés (*e*) qui constituent des piquants à l'extérieur (*cp*) (2/5).

Fig. 29. Kyste en croissant, dont le contenu est indivis (2/5).

Fig. 30. Kyste en croissant, dont le contenu présente un commencement de segmentation (2/5).

Fig. 31. Larve dépourvue de cornes, sphérique, avec grandes réticulations et petites ponctuations cuticulaires. Un sillon transversal cilié la divise en deux moitiés égales (2/5).

## PLANCHE II.

Fig. 32. *Ceratium quinquecorne* Mihi (2/5), vu par la face dorsale.
*c*, corne postérieure déviée à droite.
*ca*, corne antérieure.
*cd*, corne droite latérale.
*cg*, corne gauche latérale.
*cp*, corne placée dans le voisinage de la corne droite.
*st*, sillon transversal.
*ky*, kyste divisé en trois kystes secondaires.
*fl*, flagellum très volumineux.

Fig. 33. *Ceratium gibberum* var. *contortum* Mihi (2/5) face ventrale.
*Echv*, échancrure ventrale.
*st*, sillon transversal de la face dorsale vu par transparence.
*Ex*, extrémité ventrale gauche du sillon cilié.
*po*, ponctuations cuticulaires.
*pc*, protoplasme granuleux.
*cg*, corne gauche.
*cp*, corne postérieure déviée à gauche.

Fig. 34. *Ceratium gibberum* var. *sinistrum* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*n*, nucléus muni de son nucléole.
*pc*, protoplasme central granuleux.
*po*, ponctuations cuticulaires.
*cd*, *cg*, *cp*, cornes droite, gauche et postérieure.

Fig. 35. *Ceratium gibberum* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*cd*, corne droite.
*pp*, corne postérieure.
*vg*, gouttelettes graisseuses.
*lc*, épaississements cuticulaires formant des polygones irréguliers.
*l*, épaississements sous forme de ligne simple.

Fig. 35 a. *Ibid.* ($^2/_5$), vu par la face ventrale.
*Ech*, échancrure ventrale.
*st*, sillon transversal cilié.
*cg*, corne gauche.
*cl*, prolongement de la cuticule sous forme de crète.

Fig. 36. *Ceratium tripos* var. *typicum* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*n*, nucléus avec nucléole foncé.
*pc*, parenchyme central granuleux.
*vg*, vésicule graisseuse isolée.
*fl*, flagellum.
*cd*, corne droite.

Fig. 37. *Ceratium rostellum* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*cd*, corne droite recourbée en arrière.
*ec*, échancrure ventrale.
*po*, ponctuations.

Fig. 37 a. *Ibid.*, face dorsale (les ponctuations n'ont pas été figurées).
*n*, nucléus muni d'un nucléole.
*pc*, protoplasme granuleux.
*pp*, protoplasme hyalin.
*v*, vésicule graisseuse.

Fig. 38. *Ceratium Allieri* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*pp*, corne postérieure.
*st*, extrémité ventrale-gauche du sillon transversal, dont les cils ne sont pas figurés.
*ech*, échancrure ventrale dont le bord droit va se confondre avec le bord droit du corps (*bg*).

Fig. 38 a. *Ibid.*, face dorsale.
*ca*, corne antérieure (corne droite).
*cp*, corne postérieure
*n*, nucléus placé au niveau du sillon transversal.
*st*, sillon transversal garni de longs cils.
*pc*, protoplasme granuleux.

Fig. 39. *Roulea obliqua* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*st*, sillon transversal plissé et oblique au grand axe du corps.
*ba*, extrémité postérieure du corps.
*l*, rayons cuticulaires.
*pt*, piquant cuticulaire.

Fig. 39 a. *Roulea obliqua* Mihi ($^2/_3$), face ventrale.
Les lettres ont la même signification que précédemment.
*b*, ouverture buccale postérieure.

Fig. 40. *Protoceratium densum* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*ed*, dépôt cuticulaire tenant lieu de l'échancrure buccale des Ceratium.
*b*, ouverture buccale.
*st*, sillon transversal.
*ky*, kyste avec vésicules vitellines.
*po*, ponctuations.
*c*, cuticule et petits piquants extérieurs en communication directe avec cette enveloppe.

Fig. 41. *Ceratium tripos* var. *macroceros* Ehrbrg ($^2/_5$), face dorsale.
*n*, nucléus avec nucléole foncé.
*pc*, protoplasme granuleux.
*cg*, corne gauche.

Fig. 42. *Ceratium tripos* var. *arcuatum* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*n*, nucléus avec nucléole hyalin.
*ech*, échancrure ventrale.
*cg*, corne gauche.
*cp*, corne postérieure.

Fig. 43. *Roulea spinifera* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*cg*, corne gauche.
*pt*, piquants tenant lieu de corne droite.
*st*, extrémités ventrales disloquées du sillon transversal.
*st'*, sillon transversal dorsal vu par transparence.
*b*, bouche.
*ai*, dépôt cuticulaire tenant lieu d'échancrure ventrale.
*po*, ponctuations cuticulaires.

## PLANCHE III.

Fig. 44. *Ceratium tripos* var. *inflexum* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*ech*, échancrure ventrale.
*cg*, corne gauche.

Fig. 45. Larve dépourvue de cornes et de sillon, et dont la cuticule est munie de rayons (réticulations), de ponctuations et de piquants (août 1883) : ce serai tle kyste de *Perid. polyedricum* d'après M. Pouchet (*loc. cit.*, fig. 34).

Fig. 46. *Peridinium divergens* var. γ ($^2/_5$), face dorsale.
*da*, dépression antérieure.

Fig. 47. *Peridinium divergens* var. δ ($^2/_5$), face ventrale.
*ob*, ouverture buccale.
*da*, dépression antéro-médiane.
*lc*, lignes d'épaississement de la cuticule.

Fig. 48. *Parrocelia ovalis* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*ky*, kyste commençant à se segmenter.
*po*, ponctuations allongées de la cuticule.

Fig. 48 a. *Ibid.*, face dorsale.
*pt*, rayon cuticulaire soutenant la corne antérieure droite.
*ky*, kyste dont la segmentation est plus nette.

Fig. 49., *Ceratium hexacanthum* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*cd*, corne droite dirigée latéralement.
*ba*, bord antérieur dorsal du corps, muni de petits piquants cuticulaires.

FIG. 49 A. *Ceratium hexacanthum* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*cg*, corne gauche.
*eg*, extrémités ventrales gauches du sillon transversal.
*e*, échancrure ventrale limitée en avant par le bord *(ev)* qui n'est autre que le rabattement à la face ventrale du bord antérieur dorsal.

FIG. 50. *Postprorocentrum maximum* Mihi ($^2/_7$), face ventrale.
*b*, bouche.
*fl*, flagellum.
*n*, noyau avec son nucléole.
*pc*, protoplasme granuleux central.
*st*, stries de la cuticule.

FIG. 51. *Ceratium tripos* var. *contrarium* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*n*, noyau avec son nucléole.
*cd*, corne droite.

FIG. 52. *Peridinium divergens* var. $\beta$ Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*cg*, corne gauche.
*ky*, kyste avec vésicules vitellines.

FIG. 53. *Dinophysis tripos* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*ca*, prolongement antérieur médian.
*cg*, court prolongement gauche.
*n*, nucléus avec son nucléole.
*l*, anse.
*fl*, flagellum.

FIG. 54. *Dinophysis Allieri* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.

FIG. 54 A. *Ibid.*, face ventrale.
*c*, couvercle.
*ca*, prolongement antérieur.
*l*, portion de l'anse située à gauche du corps.
*p*, rayon cuticulaire soutenant l'anse.

FIG. 55. *Dinophysis Jourdani* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*fl*, flagellum.
*po*, ponctuations cuticulaires.
*n*, nucléus placé au niveau du sillon transversal.
*c*, couvercle.
*pt*, rayon cuticulaire barbelé latéralement et soutenant la corne antérieure droite.
*cdl*, corne latérale droite.

## PLANCHE IV.

FIG. 56. *Ceratium fusus* var. *extensum* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*ca*, corne antérieure droite.
*a*, extrémité antérieure de l'échancrure ventrale.

FIG. 56 A. *Ibid.*, face dorsale.
*cp*, corne postérieure.
*pc*, protoplasme granuleux.

FIG. 57. *Ceratium carriense*, Mihi ($^2/_5$). face dorsale.
*n*, nucléus paraissant granuleux avec un petit nucléole.
*cd*, corne droite.

Fig. 58. *Ceratium pentagonum* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*n*, nucléus avec nucléole.
*cd*, corne droite réduite.

Fig. 59. *Ceratium pentagonum* var. *rectum* ($^2/_5$), face dorsale.
*cd*, corne droite.
*n*, nucléus avec nucléole.
*pc*, parenchyme granuleux.
*pp*, parenchyme hyalin.

Fig. 60. *Ceratium furca* var. *singulare* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*ech*, échancrure ventrale.
*pgd*, corne gauche.

Fig. 61. *Ceratium furca* var. *tertium* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*re*, réticulations protoplasmiques du parenchyme hyalin contenu dans la corne postérieure.

Fig. 62. *Ceratium furca* var. *medium* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*n*, nucléus hyalin volumineux avec nucléole.
*pg*, protoplasme central.
*pp*, protoplasme hyalin.
*pgd*, corne gauche.

Fig. 63. *Ceratium dilatatum* var. *parvum* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*re*, ponctuations cuticulaires.
*vg*, vésicule graisseuse.
*cg*, corne gauche.

Fig. 64. *Ceratium fusus* var. *concavum* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*ca*, corne antérieure.
*ph*, substance jaunâtre.
*ech*, échancrure ventrale.
*pc*, parenchyme granuleux.
*n*, nucléus avec nucléole.

Fig. 65. *Ceratium longirostrum* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*fl*, flagellum.
*pc*, *pp*, protoplasmes central et périphérique.

Fig. 66. *Ceratium pellucidum* Mihi ($^2/_5$), face dorsale.
*cp*, corne antérieure.
*re*, réticulations protoplasmiques.
*n*, nucléus avec nucléole.
*pc*, protoplasme granuleux.

Fig. 67. *Ceratium globatum* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*ca*, corne droite dorso-ventrale.
*cv*, corne gauche ventrale.
*st*, sillon transversal.
*po*, ponctuations cuticulaires.

Fig. 68. *Ceratium dilatatum* Mihi ($^2/_5$), face ventrale.
*n*, nucléus dont le nucléole est caché par l'extrémité du sillon transversal.
*cd*, corne droite.
*fl*, flagellum.

# ERRATA

## AVERTISSEMENT.

Page VI, ligne 28, au lieu de : *époques zoologiques,* lisez : *époques géologiques.*

## MÉMOIRE N° 2.

Page 22, ligne 10, au lieu de : *Inachus scorpiso,* lisez : *Inachus scorpio.*

## MÉMOIRE N° 3.

Page 17, ligne 22, au lieu de : *cuticule qui supporte les cils vibratiles,* lisez : *cuticule qui ne porte pas de cils vibratiles.*

» 24, » 1, » *très régulier*, lisez : *très réduit.*

» 86, » 22, » *qui lui a appliqué,* lisez : *que lui a appliqué.*

» 129, » 31. » *petits points rouges constitués*, lisez : *petits points rouges, constituée.*

## MÉMOIRE N° 4.

Page 29, lignes 30 à 31, lisez : *Ainsi nous voulons bien admettre dans les feuillets des Hydroméduses et des Anthozoaires (Coralliaires) l'existence de deux couches profondes plus ou moins* complexes, *et nommer si l'on veut cette différenciation une différenciation* mésodermique, *puisque les deux feuillets*, etc.

## MÉMOIRE N° 8.

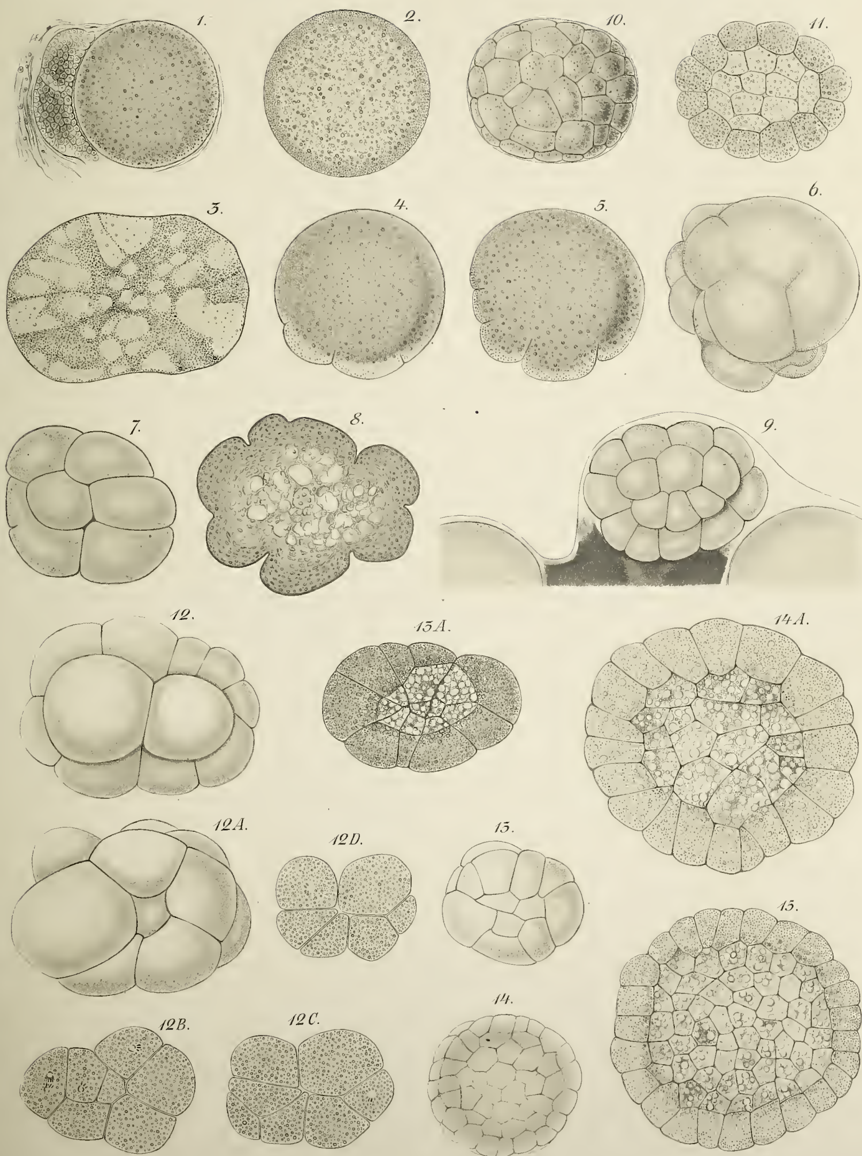
Page 92, tableau, au lieu de : *bouche extérieure*, lisez : *bouche antérieure.*

# TABLE DES MATIÈRES



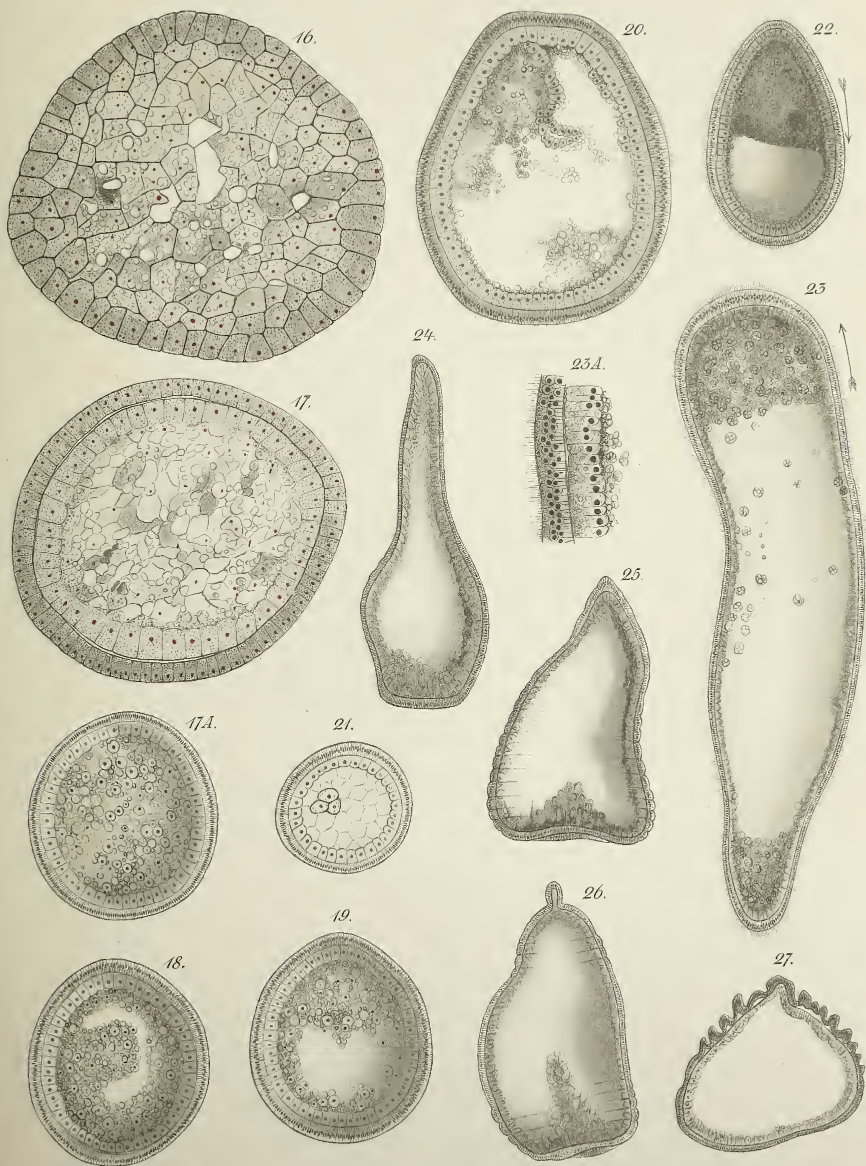

Ch. Penot pinx.

Lith. Werner & Winter, Francfort s/M.



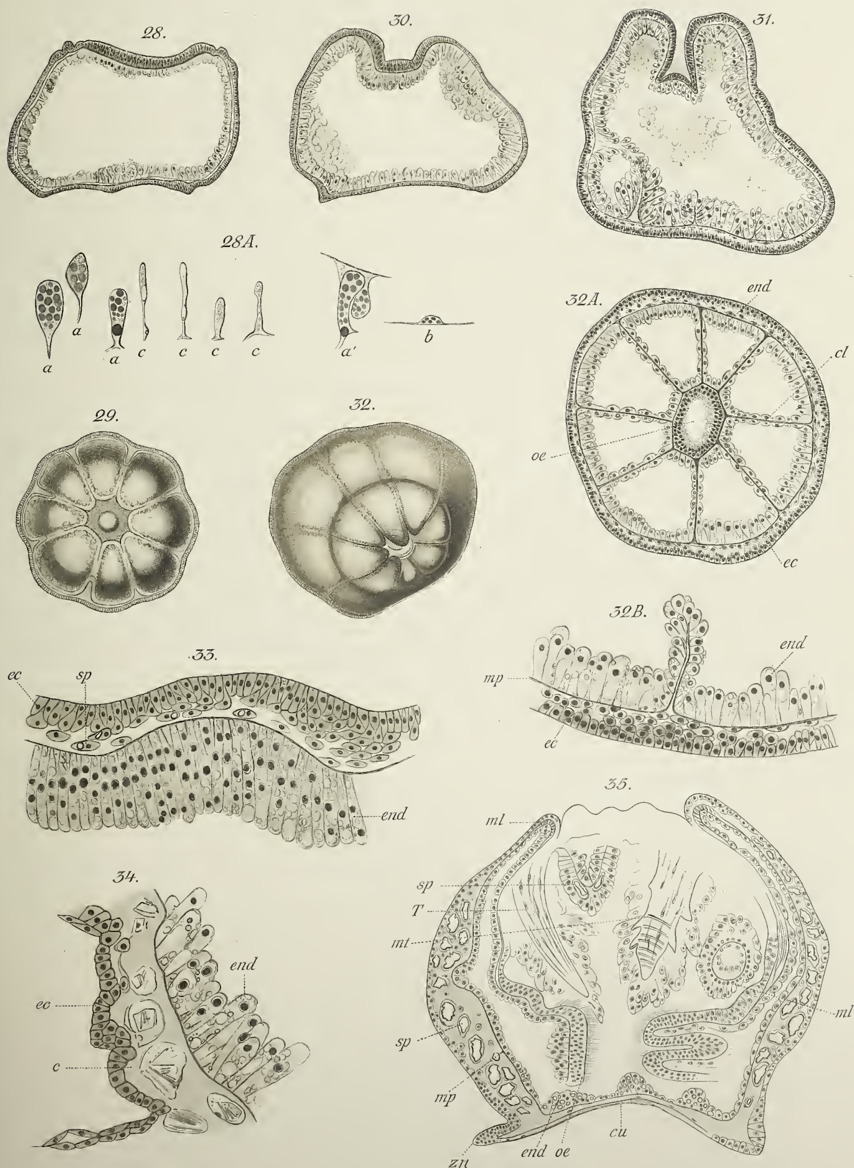

A.F. Marion del.

Lith. Werner & Winter, Francfort s/M.




A. F. Marion del.

Lith. Werner & Winter, Francfort s/M.

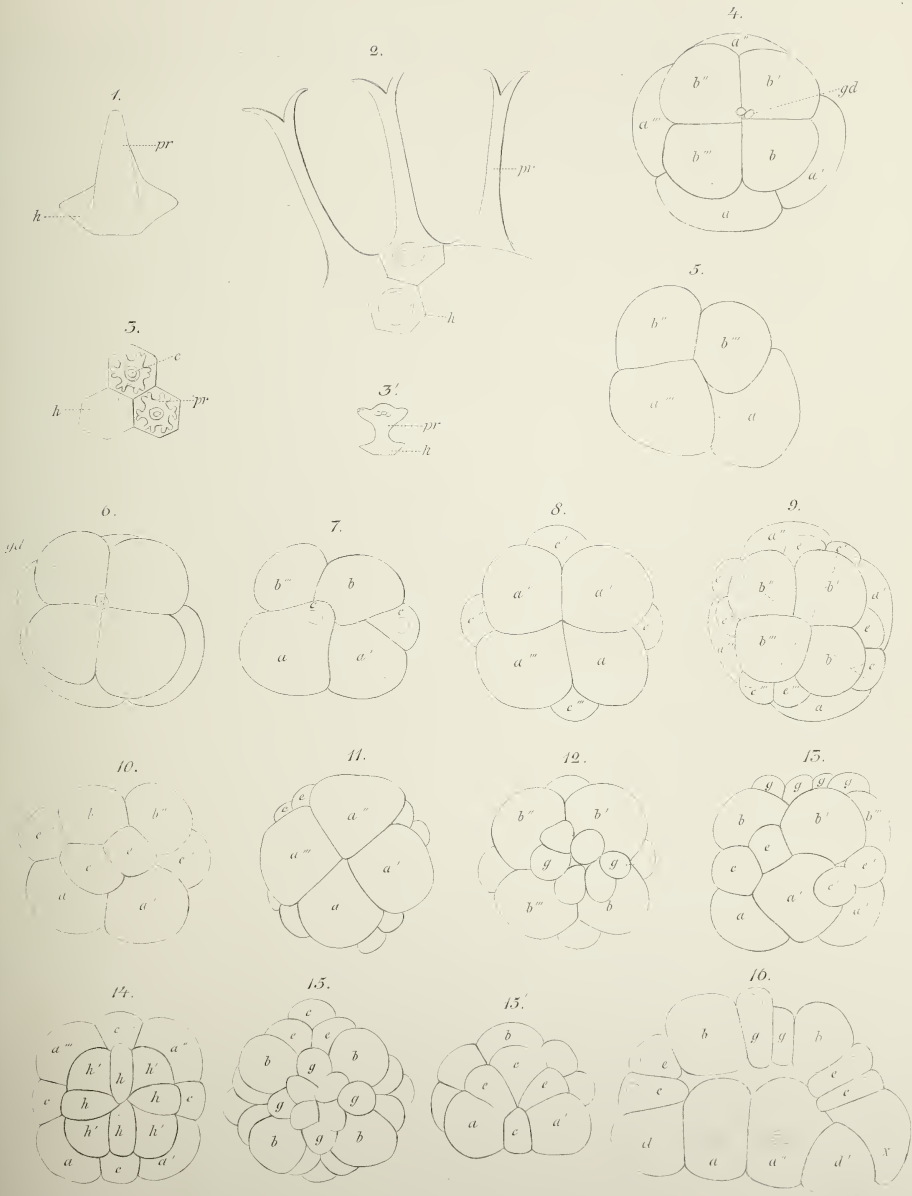


28.
30.
31.
28A.
a
a
a
c
c
c
c
a'
b
32A.
end
cl
oe
ec
29.
32.
32B.
end
mp
ec
33.
ec
sp
end
35.
ml
sp
T
mt
ml
sp
mp
cu
end
oe
zn
34.
end
ec
c




A F Marion del.

Lith. Werner & Winter, Francfort ᵃ/M.


1.
pr
h
2.
pr
h
3.
c
pr
h
3'.
pr
h
4.
a''
b''
b'
gd
a'''
b'''
b
a'
a
5.
b''
b'''
a'''
a
6.
gd
7.
b'''
b
c
c
a
a'
8.
c'
a'
a'
c
c
a'''
a
c'''
9.
a''
c
c'
b''
b'
a'
c
b'''
e
a''
b
c
c'''
c'''
a
10.
b
b''
c
c
c'
c
a
a'
11.
e
a''
a'''
a'
a
12.
b''
b'
g
g
b'''
b
13.
g
g
g
g
b
b'
b'''
e
c
c'
c'
a'
a
a'
14.
c
a'''
a''
h'
h
h'
c
h
h
c
h'
h
h'
a
c
a'
15.
c
e
e
b
g
b
g
g
b
g
b
15'.
b
e
e
e
a
c
a'
16.
b
g
g
b
e
c
e
c
d
a
a''
d'
x

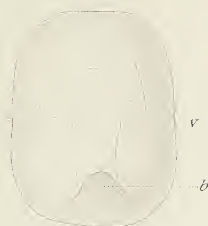
17. 18. 19.

20. 21. 22.

23. 24. 25.

26. 27. 28.


29.
v
a'
a
c

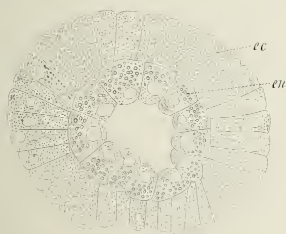

30.
v
b


31.
b


32.

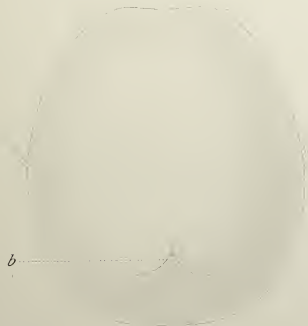

33.
m
m
s


34.
m'
m'
m
b


35.
ec
en


36.
v
en


37.
v
ec
en
m'
m
b


38.
b


39.
b.


40.
p
v
b
c

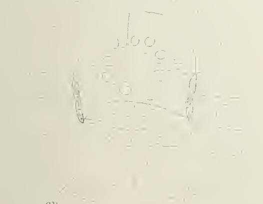

41.
e
b


42.
v


43.
en
v
m
oe


44.
v
oe


45.
v
p
m
b


46.
sr

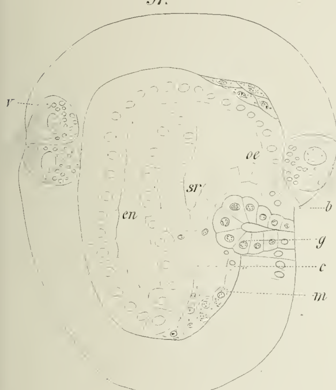

47.


48.
m
oe
b


49.
m
sr


50.
m

51.



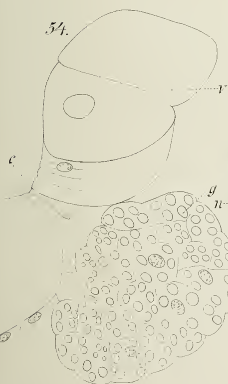

53.



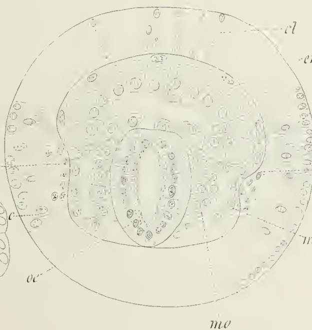

52.



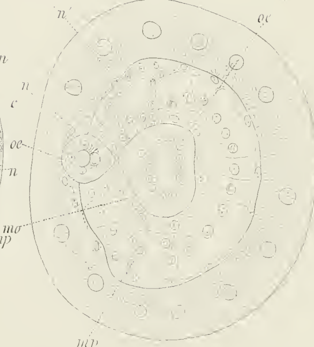

54.



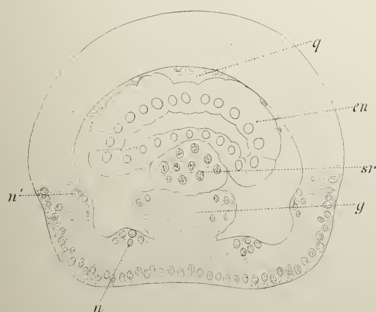

55.



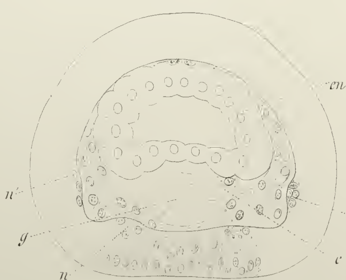

56.




57.

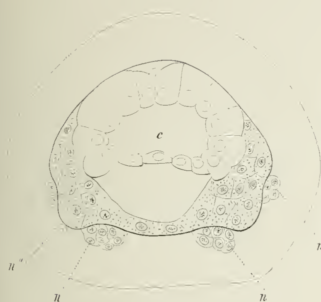



58.

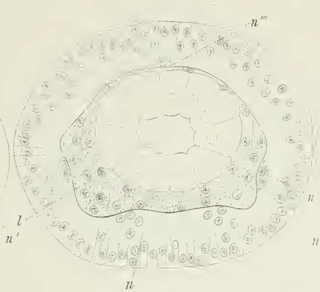



Lith. Werner & Winter, Frankfurt ☐ M.

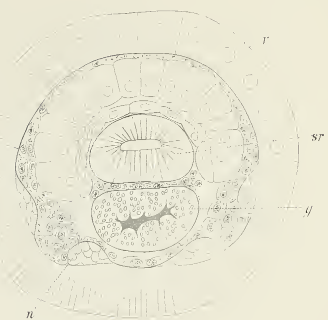
59.



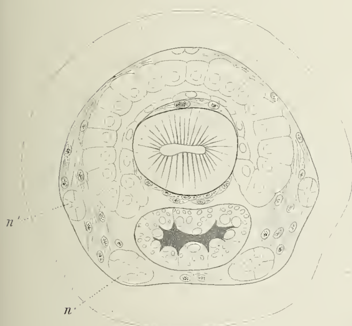

60.




61.




62.



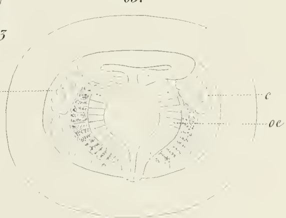

63.



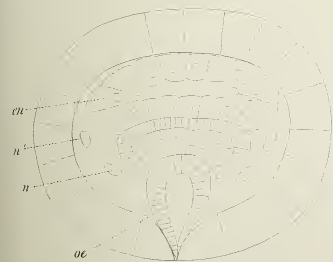

64.




65.




66.



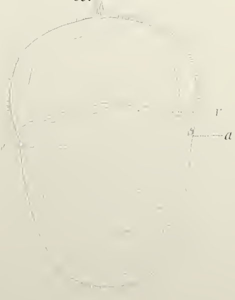

67.




68.




69.




A. Kow...

70.




72.

73.

74.

75.

76.

77.

78.

Lith. Werner & Winter, Frankfort M.

79.




80.



81.



82.



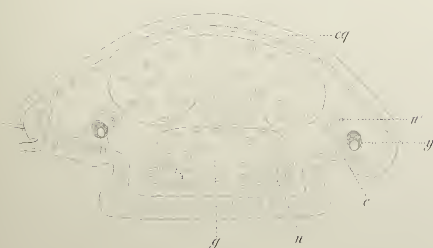

85.




83.

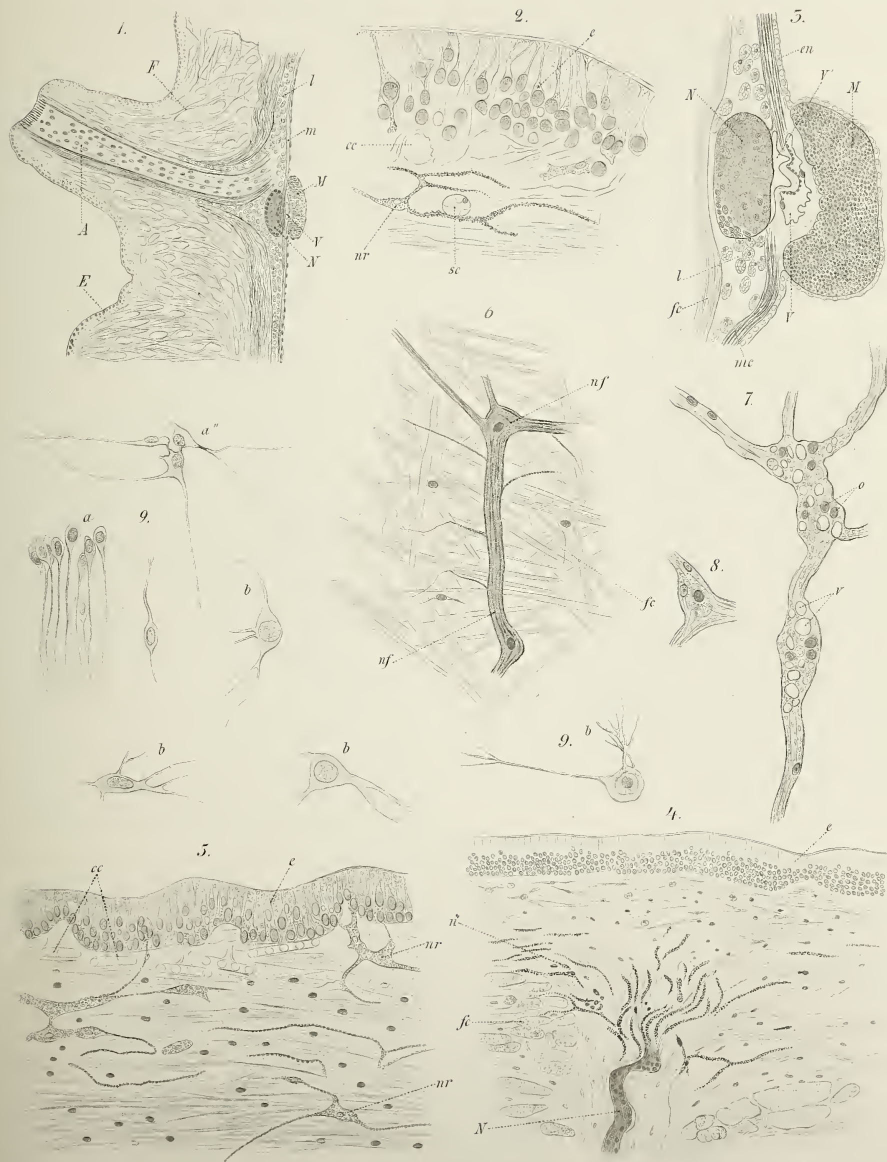


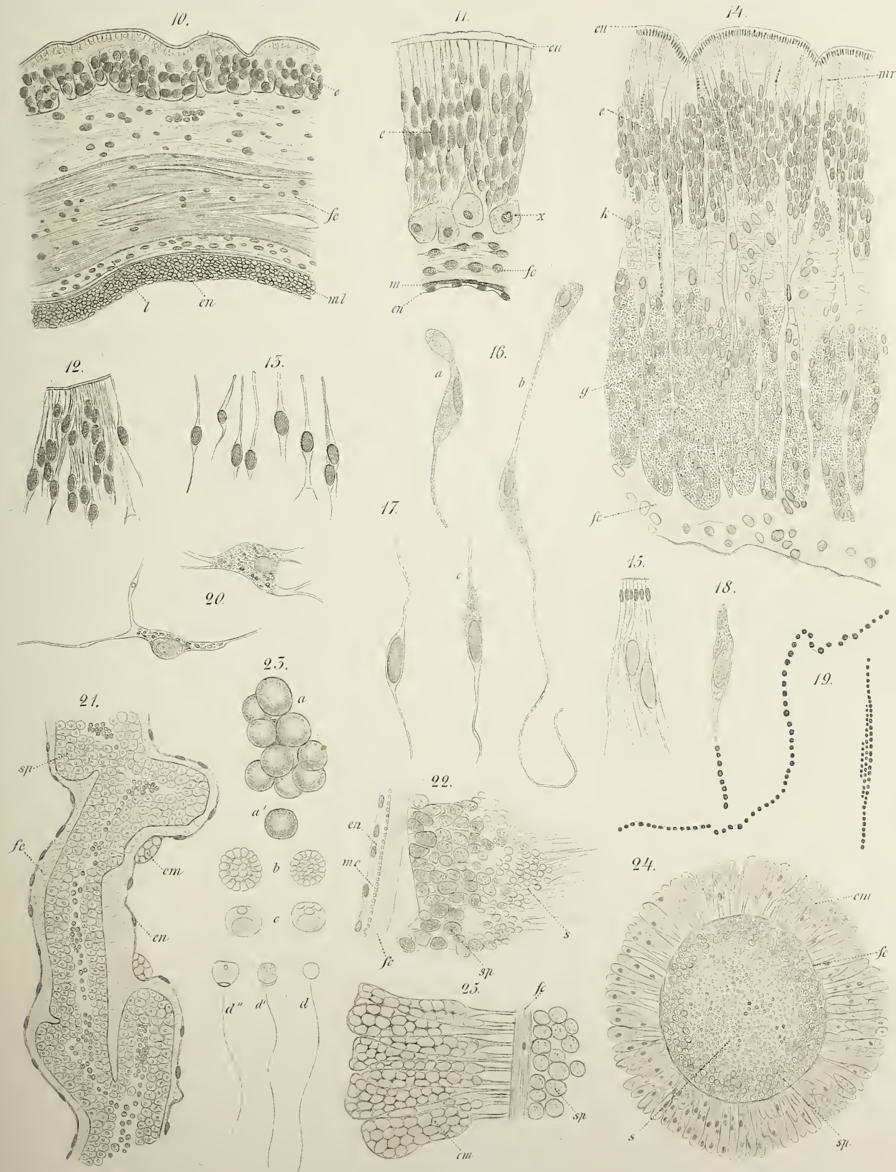

84.




86.

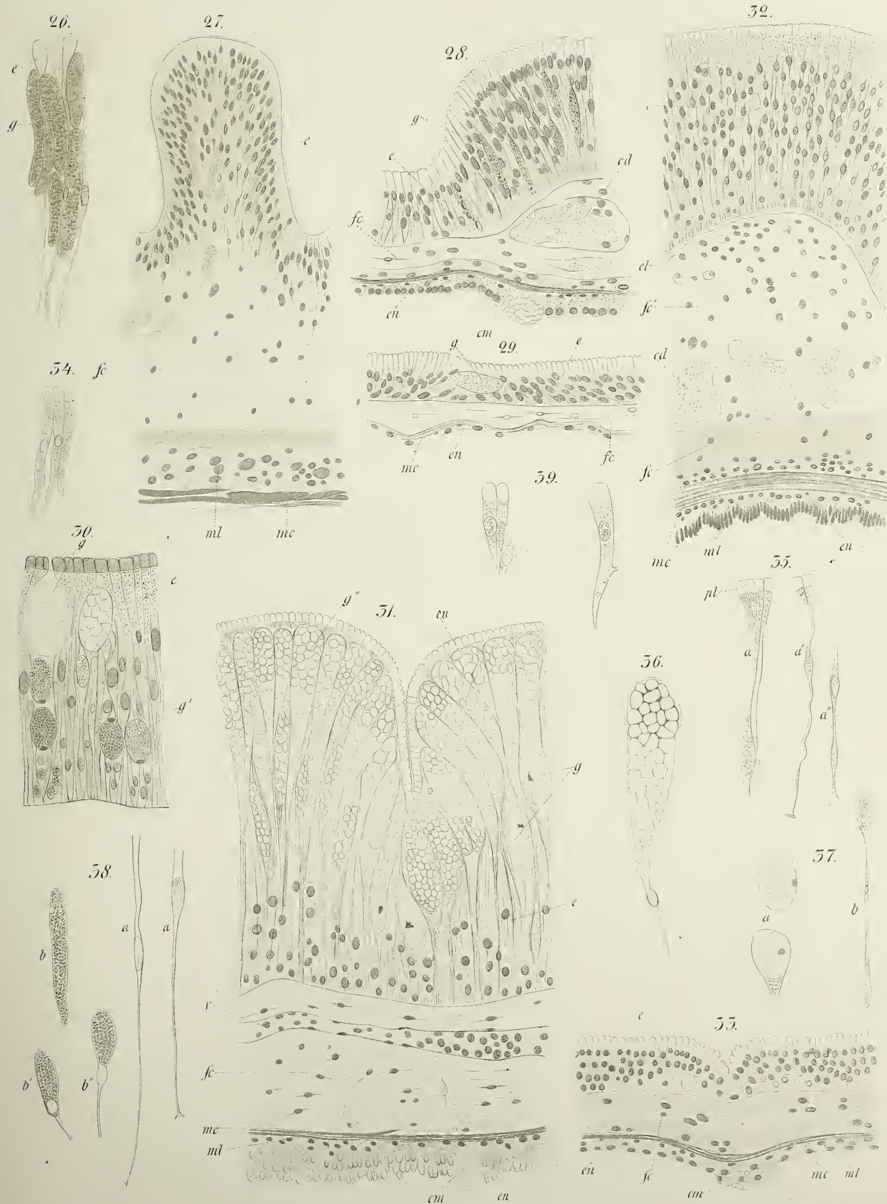


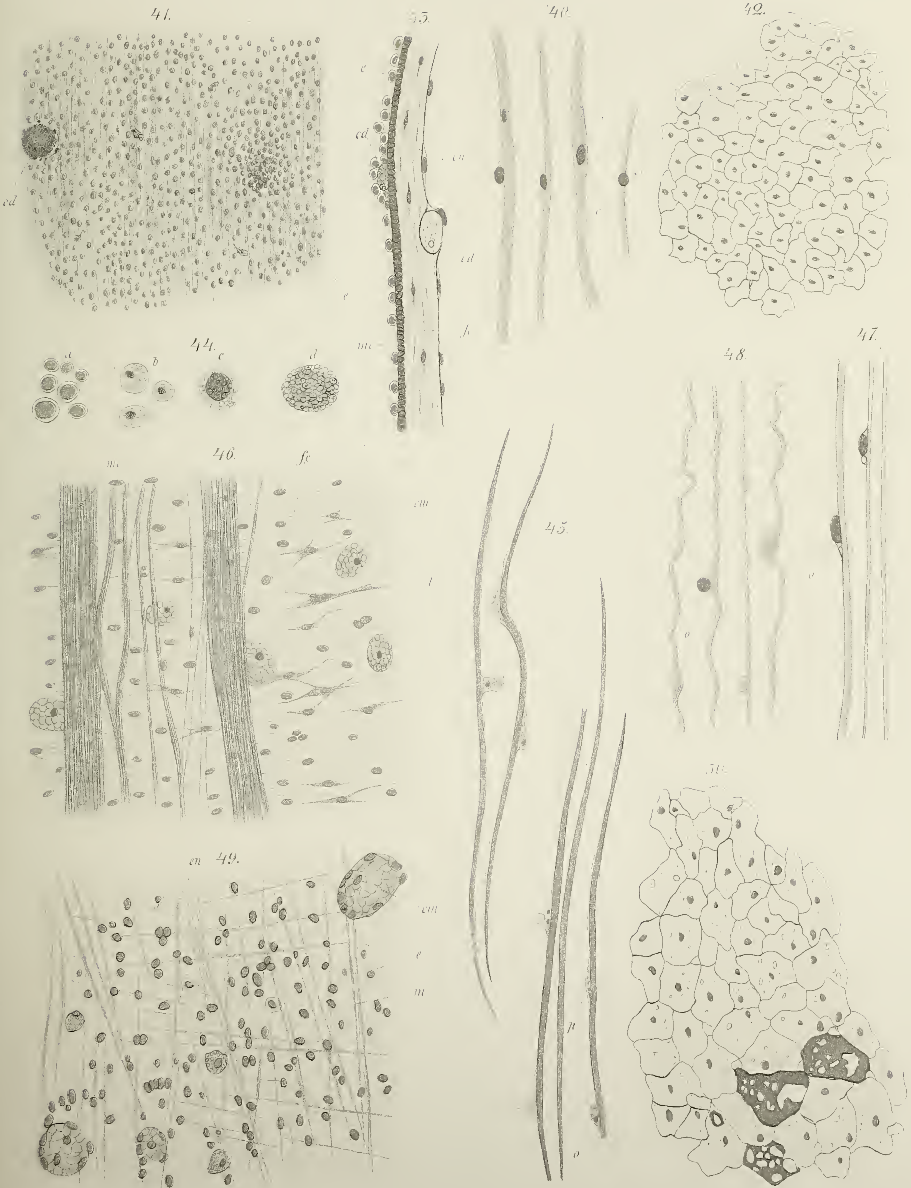

1.
F
l
m
A
M
V
N
E
2.
e
cc
nr
sc
3.
en
N
V'
M
l
fc
V
mc
6
nf
fc
nf
7.
o
v
8.
a"
a
9.
b
b
b
9. b
4.
e
n"
fc
N
5.
cc
e
nr
nr

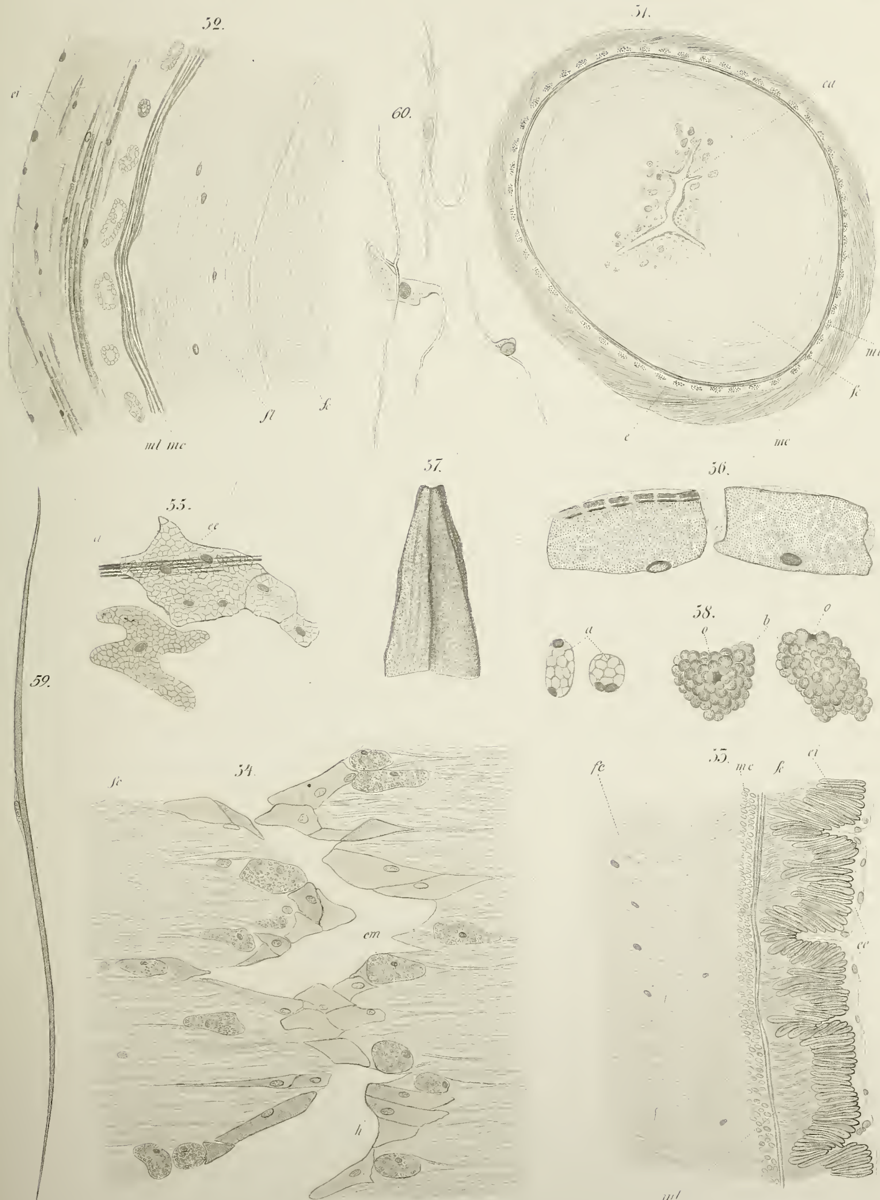


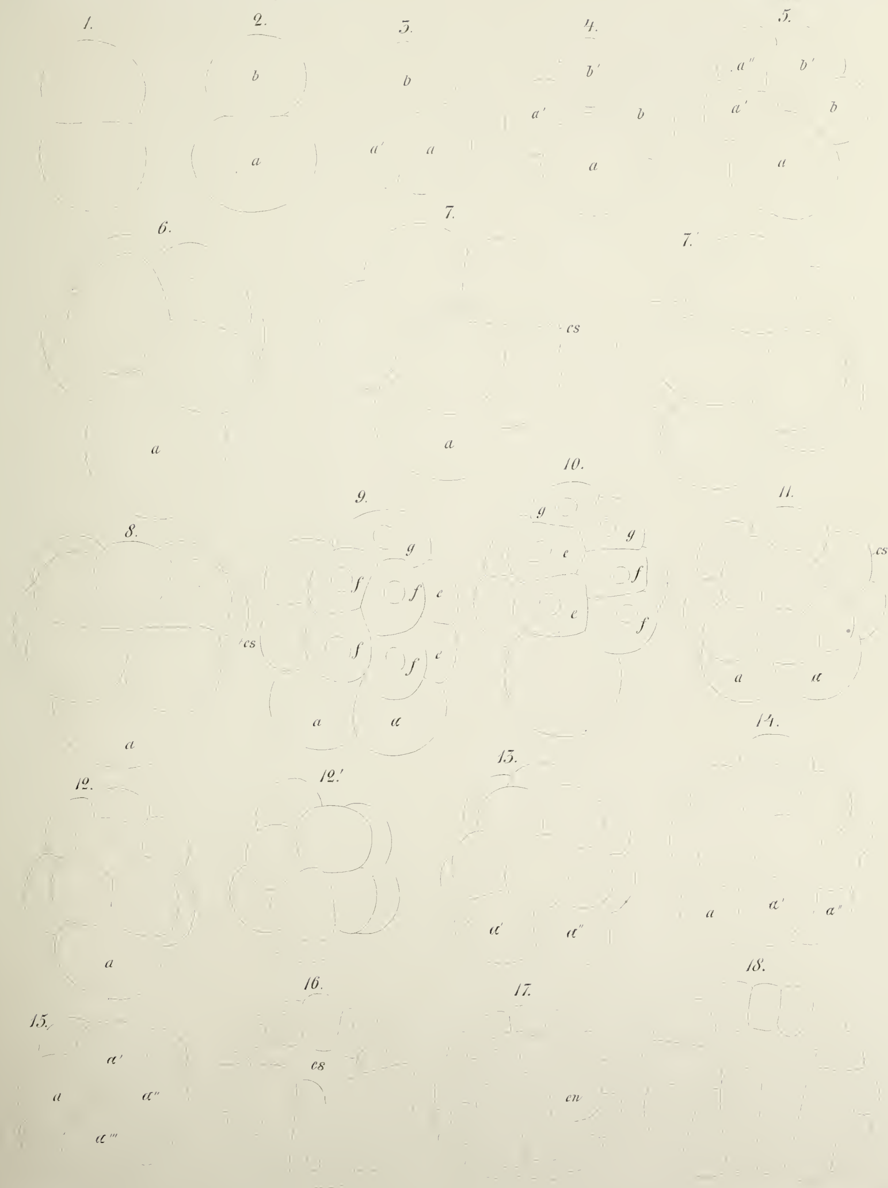

[illegible]dan del.

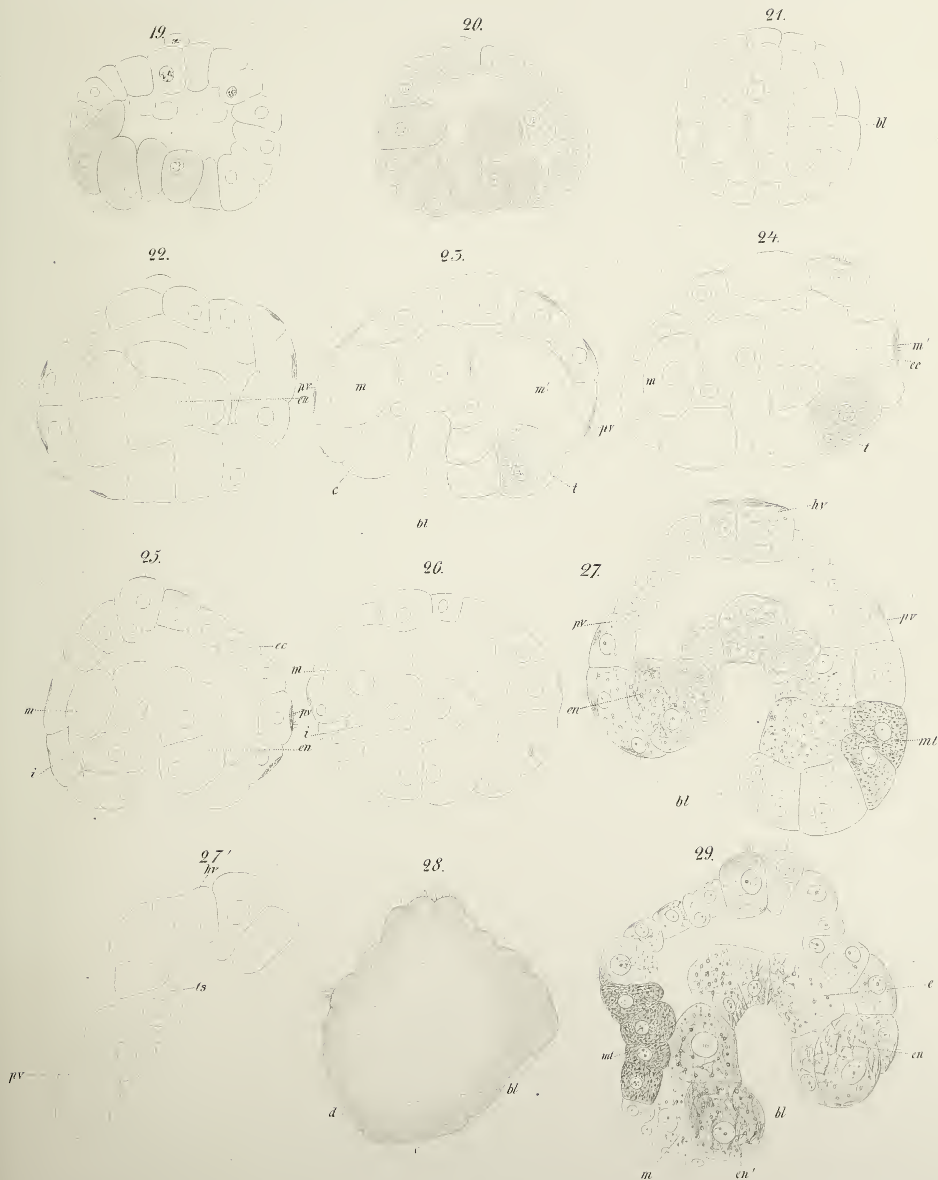
Impr. Werner & Winter, Francfort a/M.


26.
e
g
27.
e
28.
g
e
ed
fc
el
en
cm
29.
g
e
me
en
fc
32.
ed
fc
fc
me
ml
en
34.
fc
ml
me
30.
g
e
g'
39.
g''
31.
cu
g
e
r
fc
me
ml
cm
en
36.
35.
pl
a
a'
a''
37.
a
b
38.
b
a
a
b'
b''
33.
e
en
fc
cm
me
ml

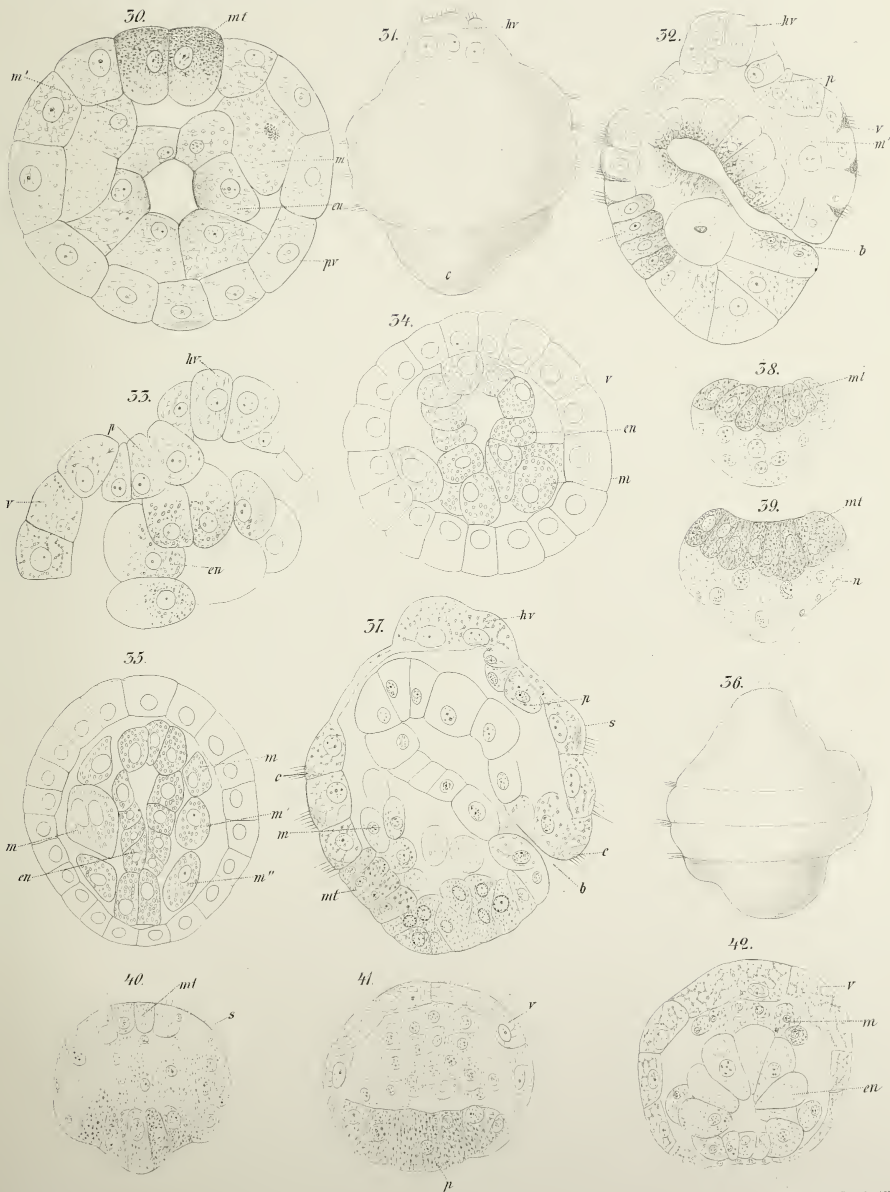

41.
43.
40.
42.
44.
46.
47.
48.
45.
49.
50.
a
b
c
d
e
ed
cd
m
fc
cm
t
en
p
o


52.
ei
ml me
fl
fc
60.
51.
ca
ml
fc
e
me
57.
56.
55.
a
ee
58.
a
o
b
o
59.
54.
fc
em
h
53.
fe
me
fc
ei
ee
ml

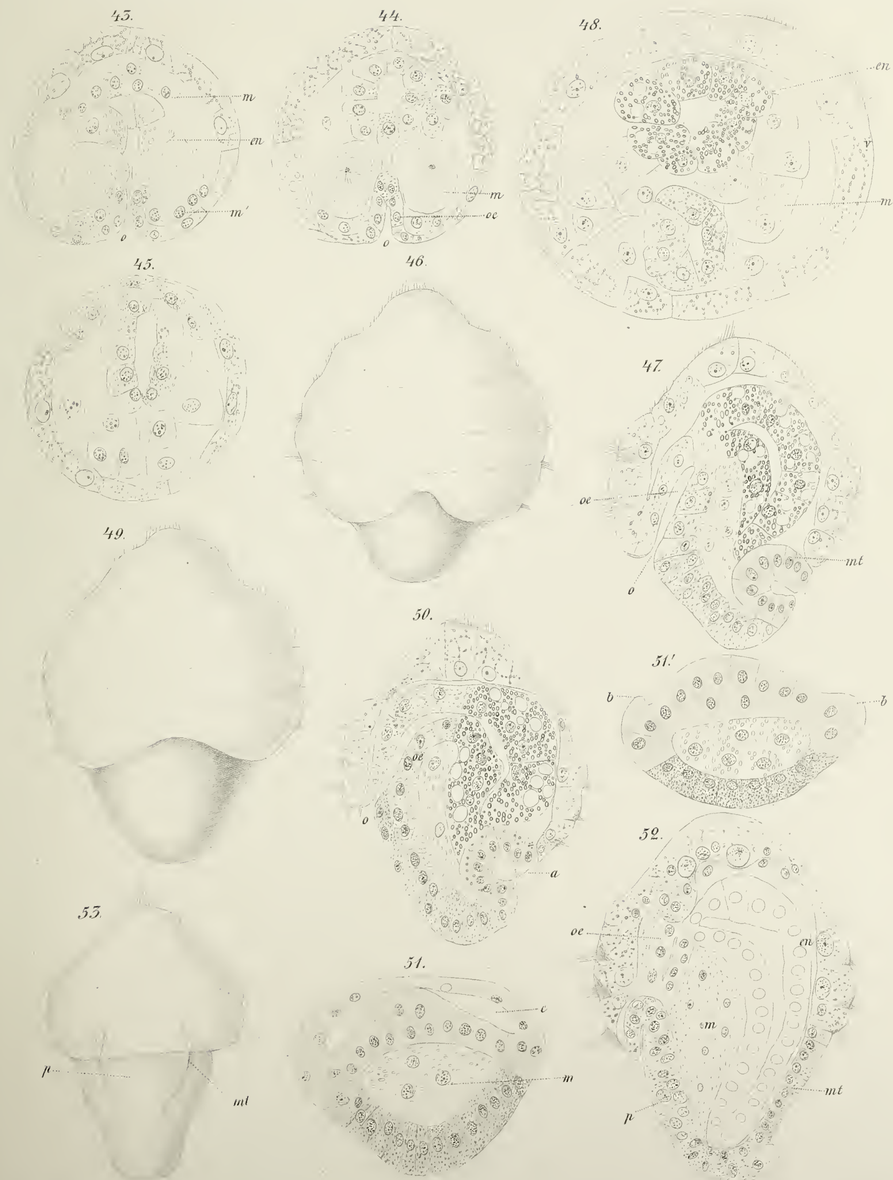

1.
2.
b
a
3.
b
a'
a
4.
b'
a'
b
a
5.
a''
b'
a'
b
a
6.
a
7.
cs
a
7.'
8.
cs
a
9.
g
f
f
e
f
f
e
a
a
10.
g
g
e
f
e
f
11.
cs
a
a
12.
a
12.'
13.
a'
a''
14.
a
a'
a''
15.
a'
a
a''
a'''
16.
cs
17.
en
18.




A. Moses (?) del. Lith. Werner & Winter, Francfort ᵃ/M.




A Kowalevsky del. Lith. Werner & Winter, Francfort ª/M.




Lith Werner & Winter

54. oe, in, o, mt, f

55. p, mt, m, mt'

56. m, in, v, mt

57. v, mt

58. mt

59.

60. hv, ts, oe, mt

61. i, hv, ts, oe, mt, p

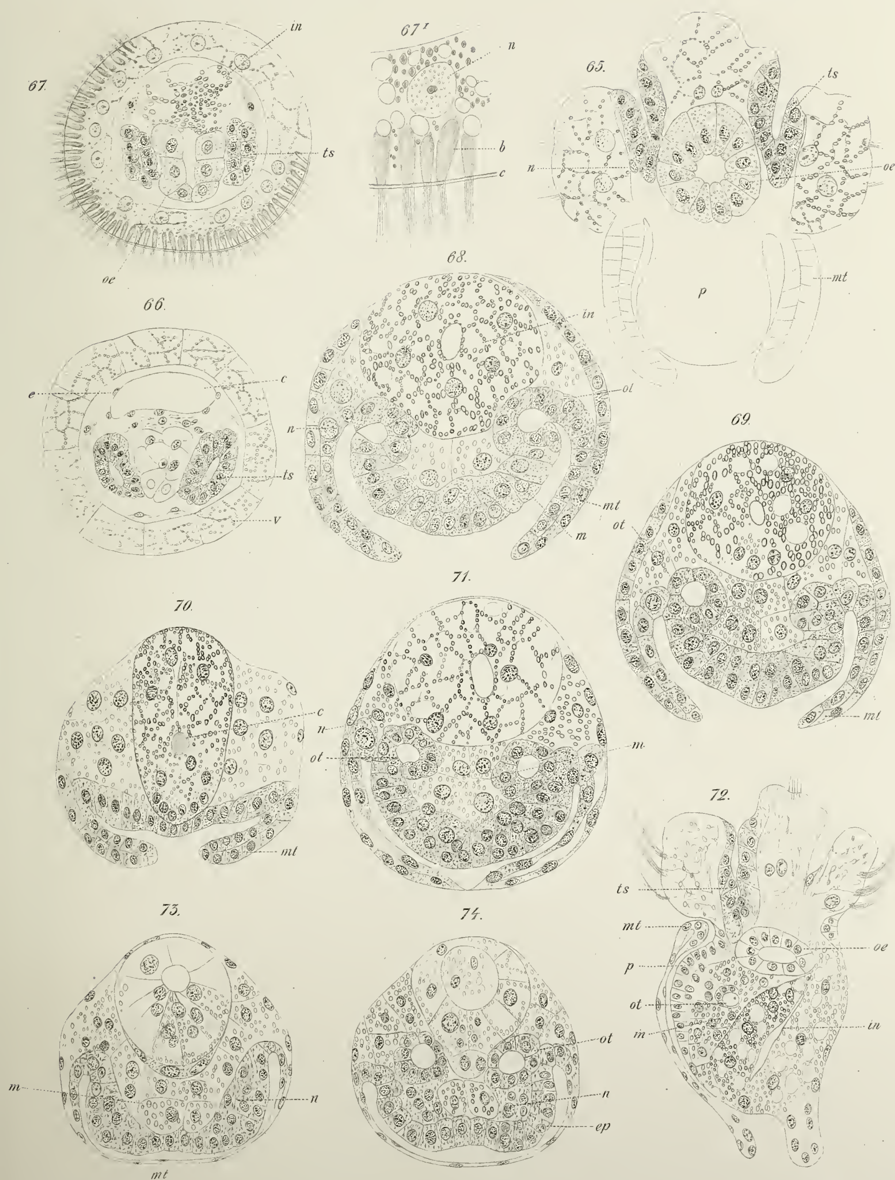
62. in, mt, m', et, ot, mt, m

63. e

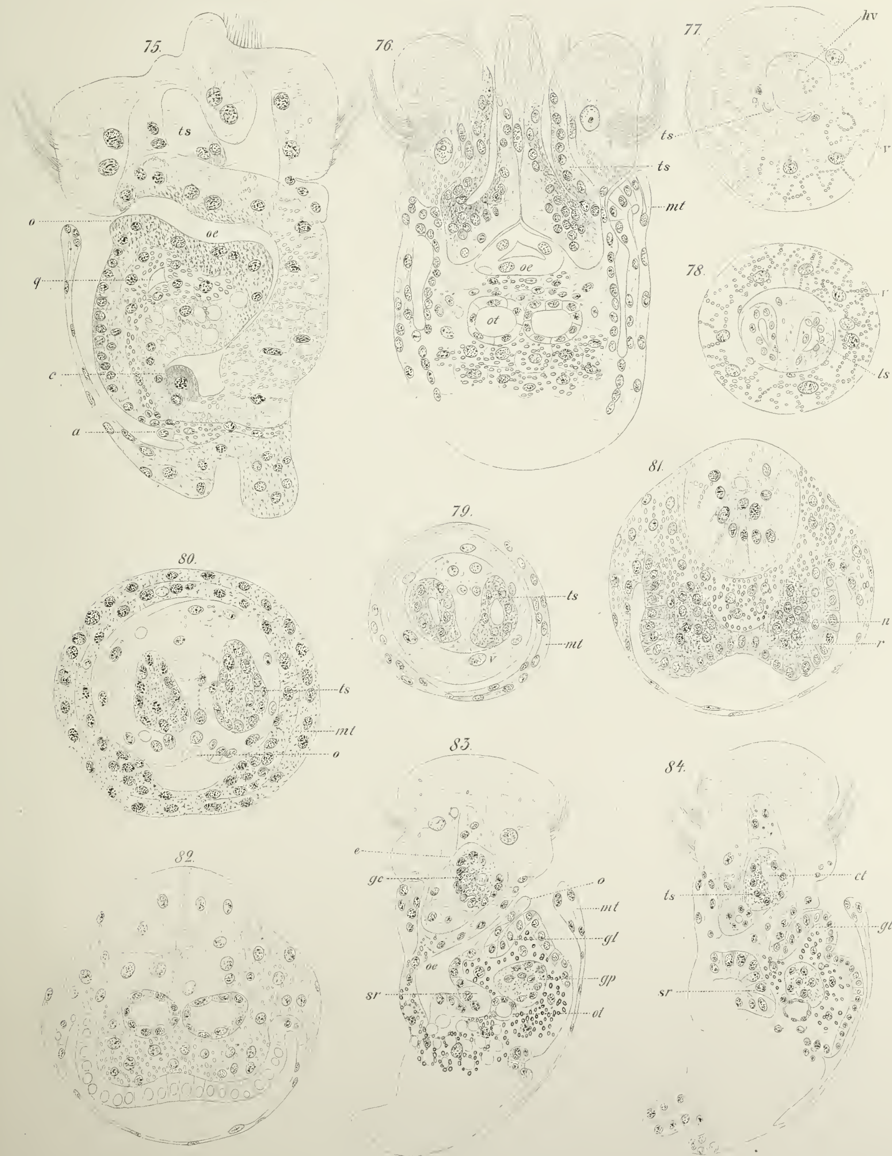
64. e

A. Kowalevsky del.

Lith. Werner & Winter



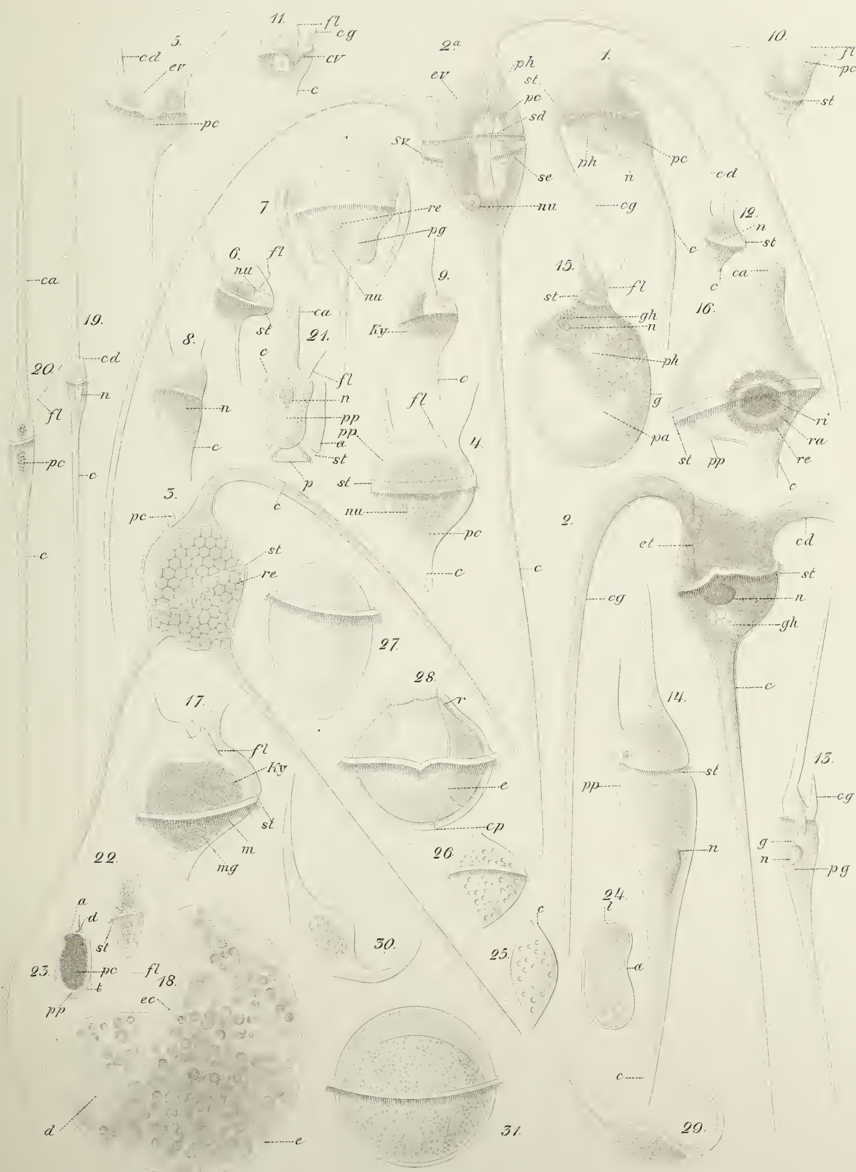
67.
in
ts
oe
67 I
n
b
c
65.
ts
n
oe
p
mt
66.
e
c
ts
v
68.
in
ot
n
mt
m
69.
ot
mt
70.
c
mt
71.
n
ot
m
72.
ts
mt
p
ot
m
oe
in
73.
m
n
mt
74.
ot
n
ep


75.
ts
o
oe
q
c
a
76.
ts
ts
mt
oe
ot
77.
hv
ts
v
78.
v
ts
79.
ts
mt
v
80.
ts
mt
o
81.
n
r
82.
83.
e
gc
o
mt
gl
oe
gp
sr
ol
84.
ct
ts
gl
sr

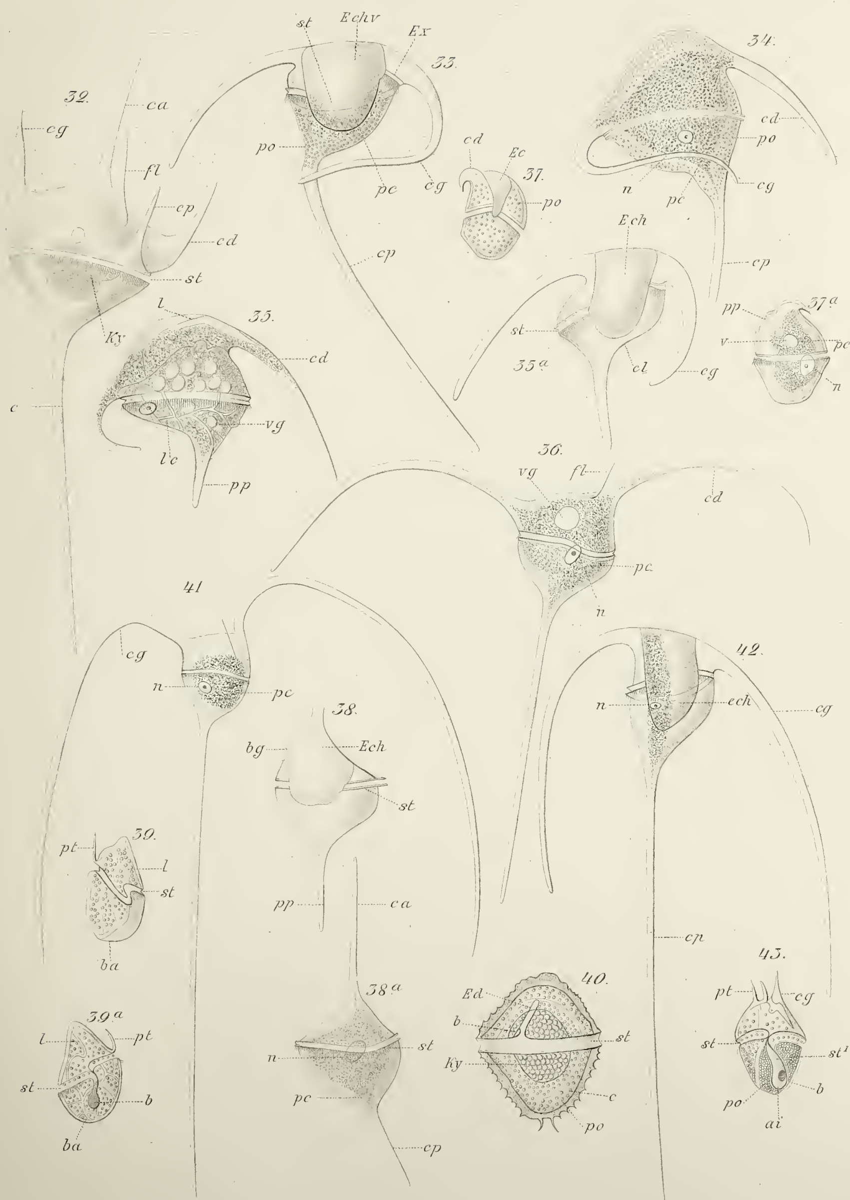



A. Kowalev. ad. del.

Lith. Werner & Winter, Francfort %M.



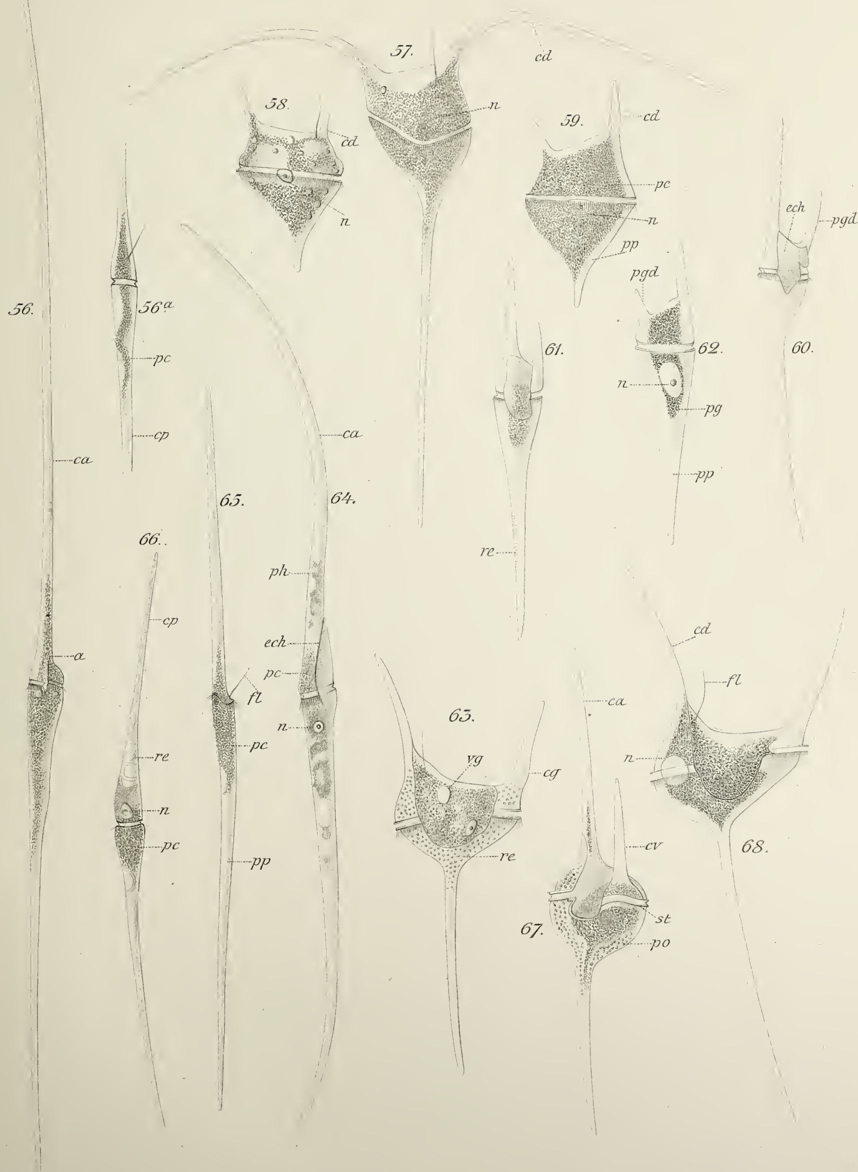
P. Gourret del. Lith. Werner & Winter, Francfort M.


32.
cg
ca
fl
cp
cd
st
Ky
c
33.
st
Echv
Ex
po
pc
cg
cp
34.
cd
po
n
pc
cg
cp
37.
cd
Ec
po
35.
l
cd
vg
lc
pp
35a.
Ech
st
cl
cg
37a.
pp
v
pc
n
36.
vg
fl
cd
pc
n
41
cg
n
pc
42.
n
ech
cg
38.
bg
Ech
st
pp
ca
39.
pt
l
st
ba
39a.
l
pt
st
b
ba
38a.
n
st
pc
cp
40.
Ed
b
st
Ky
c
po
cp
43.
pt
cg
st
st1
b
po
ai




P. Gourret del.

Lith. Werner & Winter, Frankfort M.


56.
56a.
57.
58.
59.
60.
61.
62.
63.
64.
65.
66.
67.
68.
ca
cp
pc
a
cd
n
pp
ech
pgd
pg
re
ph
fl
vg
cg
cv
st
po

